

THÈSE DE
PARIS.
1889
N^o. 38.

116

N^o D'ORDRE

655

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri DEVAUX

Licencié ès sciences physiques et ès sciences naturelles.

1^{re} THÈSE. — DU MÉCANISME DES ÉCHANGES GAZEUX CHEZ LES PLANTES
AQUATIQUES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *13 avril* 1889 devant la commission d'examen.

MM. HÉBERT. *Président.*

G. BONNIER. } *Examineurs.*
DASTRE. }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1889

11111111

THE LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CHICAGO

11111111

11111111

THE LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CHICAGO

11111111

THE LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CHICAGO

11111111

11111111

11111111

THE LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CHICAGO

11111111

THE LIBRARY OF THE UNIVERSITY OF CHICAGO

11111111

SÉRIE A, N° 116

N° D'ORDRE

655

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Henri DEVAUX

Licencié ès sciences physiques et ès sciences naturelles.

1^{re} THÈSE. — DU MÉCANISME DES ÉCHANGES GAZEUX CHEZ LES PLANTES
AQUATIQUES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *13 avril* 1889 devant la commission d'examen.



MM. HÉBERT.	<i>Président.</i>
G. BONNIER.	} <i>Examineurs.</i>
DASTRE.	

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1889

ACADÉMIE DE PARIS

FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

	MM.	
Doyen..	HÉBERT, Professeur.	Géologie.
Professeurs honoraires.	{	PASTEUR.
		DUCHARTRE.
	DE LACAZE-DUTHIERS.	Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	HERMITE.	Algèbre supérieure.
	TROOST.	Chimie.
	FRIEDEL.	Chimie organique.
	OSSIAN BONNET.	Astronomie.
	DARBOUX.	Géométrie supérieure
	TISSERAND.	Astronomie.
	LIPPMANN.	Physique.
	HAUTEFEUILLE.	Minéralogie.
	BOUTY.	Physique.
	APPELL.	Mécaniq. rationnelle.
Professeurs.	{	DUCLAUX.
		BOUSSINESQ.
		Mécanique physique et expérimentale.
	PICARD.	Calcul différentiel et calcul intégral.
	POINCARÉ.	Calcul des probabilités et Physique mathé- matique.
	Y. DELAGE.	Zoologie, Anatomie, Physiologie compa- rée.
	BONNIER.	Botanique.
	DASTRE.	Physiologie.
	DITTE.	Chimie.
Professeurs adjoints. . .	{	WOLF.
		CHATIN.
		Physique céleste.
		Zoologie, Anatomie, Physiol. comparée.
	JOLY.	Chimie.
Secrétaire.	PHILIPPON.	

A

M. GASTON BONNIER

PROFESSEUR DE BOTANIQUE

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

Hommage respectueux et témoignage de
vive reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

DU

MÉCANISME DES ÉCHANGES GAZEUX

CHEZ LES PLANTES AQUATIQUES SUBMERGÉES

Par M. Henri DEVAUX.

INTRODUCTION

La plupart des auteurs qui ont étudié les échanges gazeux chez les végétaux se sont à peu près exclusivement bornés au cas des plantes aériennes ; ils ont eu, de la sorte, à tenir compte de bien des éléments complexes au milieu desquels il est fort difficile d'apprécier la part qui revient à chaque facteur. J'ai pensé que l'étude des échanges gazeux au point de vue purement physique serait plus facile chez les plantes aquatiques submergées ; chez ces plantes, en effet, une grande simplification apparaît dans la structure et dans les fonctions générales : il n'y a plus ou presque plus de stomates, ni de cuticule, et quant à la transpiration, elle est abolie par la nature même du milieu.

Les causes principales de la complexité disparaissent donc en grande partie, du moins pour ce qui est de la plante. Le milieu apporte, il est vrai, une difficulté spéciale qui tient à l'état de dissolution des gaz. Mais ce facteur n'appartient pas à la plante ; son influence rentre dans le domaine de la physique pure et, à ce titre, peut être étudiée dans un vaste champ d'expériences où l'on aura beaucoup plus de chances d'arriver à des résultats précis.

A ces considérations générales il faut ajouter celle-ci, que l'indépendance des éléments cellulaires est ici beaucoup plus grande que chez les plantes aériennes : ce qui fait que la connaissance de la manière dont les échanges gazeux se

produisent chez les plantes submergées doit nous apporter des données nouvelles sur les échanges gazeux qui existent entre la cellule et son milieu.

La plupart des plantes aquatiques submergées que j'ai étudiées appartenaient aux végétaux supérieurs et possédaient par conséquent un système de lacunes internes très étendu. Les gaz ne peuvent jamais *pénétrer* dans ces plantes qu'en traversant directement les parois à l'état de solution (1); mais pour *sortir*, ils peuvent suivre deux voies distinctes : soit garder la forme dissoute et se diffuser ainsi vers l'extérieur à travers les parois ; soit prendre celle de bulles libres qui s'échappent par les ouvertures naturelles ou accidentelles que peut présenter la plante. Ce dernier mode de sortie était facile à observer : aussi a-t-il été reconnu de très bonne heure et même on l'a considéré pendant fort longtemps comme la seule forme normale de sortie des gaz, en particulier pour l'oxygène produit dans le travail de l'assimilation chlorophyllienne.

I. — HISTORIQUE.

L'observation de bulles dégagées par une plante plongée sous l'eau, faite par Bonnet, en 1769, n'a rien à faire avec le sujet dont nous occupons, car Bonnet opérait sur des plantes terrestres, et c'était seulement des bulles superficielles qui se dégageaient alors.

C'est seulement en 1849 que Cloez et Gratiolet reconnurent le dégagement régulier de bulles chez les plantes aquatiques submergées exposées à la lumière (2) : l'analyse des gaz dégagés leur ayant montré une proportion parfois considérable d'azote, ils crurent que ce gaz provenait de la substance même de la plante et que, pendant l'assimilation chlorophyllienne, la décomposition du gaz carbonique donnant de l'oxygène était toujours accompagnée d'une décomposition interne

(1) Voy. un peu plus loin (p. 40) la restriction qu'il faut apporter à ces données, à cause des atmosphères superficielles.

(2) *Ann. physique et chimie*, 1849, XXXII, 41.

spéciale qui produisait de l'azote ; pourtant ils reconnurent que l'air dissous dans l'eau ambiante joue un certain rôle dans le phénomène, car, à mesure que le dégagement se continue dans la suite des jours, le gaz obtenu devient de moins en moins riche en azote ; et, si l'eau est renouvelée, au contraire, sa teneur en azote est augmentée. Pour expliquer cette action, ils supposèrent que d'un côté la plante absorbait sans cesse ce gaz et se l'assimilait en le combinant à sa substance et que de l'autre elle en rejetait continuellement par une décomposition inverse ; ils essayaient ainsi d'expliquer, par des transformations chimiques extraordinairement rapides d'un gaz ordinairement inerte, ce qui n'était au fond que le résultat d'une simple circulation gazeuse absolument passive.

La question entra dans une phase nouvelle lorsque Boussingault, justement préoccupé de l'origine réelle de cet azote, entreprit, en 1861, une série de recherches restées classiques (1). Il vérifia d'abord l'impossibilité de faire dégager aux plantes de l'oxygène privé d'azote : en employant de l'eau bouillie additionnée de gaz carbonique, il restait toujours dans l'oxygène obtenu quelques centièmes d'azote qui pouvaient raisonnablement être attribués à la décomposition même de la substance de la plante, selon l'hypothèse de Cloez et Gratiolet ; mais Boussingault soupçonnait l'eau bouillie dont il se servait de n'être pas absolument privée d'azote ; il fit une expérience à blanc qui lui démontra que cette eau renfermait en effet une proportion très notable de ce gaz, pouvant aller jusqu'à 3 pour 100, et qu'il était impossible de lui enlever par l'ébullition. C'est alors qu'il institua ces séries de recherches mémorables dont la conclusion principale fut « qu'il n'y a pas d'azote produit dans la décomposition du gaz carbonique (2) ». L'azote mêlé à l'oxygène dégagé provenait donc de l'extérieur et *était entré dans la plante* ; mais il est curieux de voir que l'importance du premier résultat ait alors complètement empêché les observateurs de considérer ce qu'il y

(1) *Ann. sc. nat.*, 4^e série, 1861, 5.

(2) Page 26.

avait d'étrange dans l'allure de ce gaz qui ne rentrait d'un côté que pour sortir de l'autre ; la question ne fut même pas posée.

Nous ne citerons que pour mémoire la réfutation de Cloez et Gratiolet (1863) (1) ; ces auteurs défendent leur ancienne théorie du dégagement d'azote par les plantes, mais sans entrer dans aucune expérience nouvelle. Par contre, ils démontrent clairement, *au moyen de plantes aquatiques vivantes*, que, dans des conditions normales, il n'y a dégagement ni d'oxyde de carbone, ni d'hydrogène carboné par les plantes, ainsi que l'avait cru Boussingault ; ces gaz provenaient de l'action de la chaleur qu'il employait concurremment avec le vide pour extraire les gaz à la fois de l'eau et des plantes.

En 1866, M. Van Tieghem fit des observations précises sur la manière dont les bulles se dégagent à la lumière (2) : toute ouverture accidentelle, quel qu'en soit le lieu, peut servir d'orifice de dégagement ; celui-ci résulte toujours d'un excès de pression intérieure ayant pour origine la production de l'oxygène à la lumière ; il se continue parfois pendant des heures entières à la lumière diffuse et même à l'obscurité complète. La cause de ce dernier phénomène avait échappé d'abord à l'auteur, qui le regarda comme un effet inductif de l'énergie solaire dont l'effet antérieur allait s'épuisant peu à peu.

Du reste, à ce moment-là, les connaissances sur la diffusion des gaz à travers les membranes continues étaient encore toutes nouvelles : le premier travail de Graham sur la diffusion colloïdale date en effet de 1866 (3). En 1868, Barthélemy essaya d'appliquer ces notions nouvelles à la physiologie des plantes terrestres (4) ; et il est surprenant de voir qu'après un très petit nombre d'expériences, il ait cru pouvoir non

(1) *Ann. sc. nat.*, 4^e série, 1863, 181.

(2) *Bull. Soc. bot.*, 1866, 412. — Voy. aussi *Bull. Soc. bot.*, 1869, 159, et *Comptes rendus Ac. sc.*, LXV (1867), 867 et LXIX (1869), 531.

(3) *Ann. chim. et phys.*, 4^e série, 1867, III, 497. — *Annuaire scientif.* de Dehérain, 1867. — *Philosophical Transactions*, 1867.

(4) *Comptes rendus Ac. sc.*, 1868. — *Ann. sc. nat.*, IX, 292.

seulement affirmer la diffusion à travers les membranes végétales, mais encore donner pour la vitesse de divers gaz des coefficients très voisins de ceux indiqués par Graham pour le caoutchouc. Quoi qu'il en soit, ces expériences n'avaient été faites que sur des plantes terrestres, et seulement au moyen de gaz libres situés de part et d'autre de la paroi diffusante; elles ne pouvaient donc s'appliquer aux plantes aquatiques, bien que l'auteur ait essayé plus tard de généraliser ses conclusions (en 1874) (1), en cherchant à appliquer à l'ensemble des végétaux sa théorie de la *diffusion cuticulaire* sans, du reste, citer aucune expérience à l'appui.

Le travail important de N.-C.-O. Müller (2), qui parut dans l'intervalle (1870), n'est qu'une simple description de faits bien observés, où l'auteur démontre que le dégagement des bulles répond toujours à un excès de pression interne, comme l'avait déjà dit M. Van Tieghem, et se produit, soit à la lumière, soit à l'obscurité, toutes les fois qu'on augmente la température ou qu'on diminue la pression extérieure. Ce même auteur a également recherché le mode de pénétration des gaz à l'intérieur des plantes, mais ses recherches semblent n'avoir porté que sur des plantes terrestres.

Nous ne pouvons que citer les recherches toutes récentes de M. Mangin sur ce même sujet (3), car ces recherches ont eu aussi surtout pour objet les plantes aériennes, et, dans tous les cas, n'ont jamais porté que sur des gaz libres; l'auteur a démontré que la diffusion de ces gaz est beaucoup plus rapide à travers la cuticule des *Potamogeton* qu'à travers celles des plantes terrestres, et qu'en outre cette cuticule, même chez cette plante aquatique, est toujours recouverte de cire, ce qui diminue notablement les échanges gazeux.

Si nous récapitulons rapidement les diverses phases par

(1) *Ann. sc. nat.*, XIX, 131.

(2) *Jahrbücher für wissensch. Bot. von Pringsheim*, 1870.

(3) *Recherches sur la pénétration des gaz dans les plantes* (*Annales de la science agronomique française et étrangère*, I, 1888).

lesquelles est passée la question qui nous occupe, nous voyons que Boussingault a montré que la quantité considérable d'azote, constatée par Cloez et Gratiolet, dans l'oxygène dégagé par les plantes sous forme de bulles, ne provient pas de la plante, mais bien de l'air dissous dans l'eau; et pour ce qui est du lieu et de la cause directe du dégagement de ces bulles, M. Van Tieghem a fait voir que ce lieu était toujours accidentel, et répondait toujours à un excès de pression intérieure, tandis que les recherches de Müller, parues un peu après, montraient les circonstances naturelles dans lesquelles se produisait ce dégagement.

Pénétration générale des gaz dissous à travers les parois de la plante, libération et sortie par des déchirures, tel est le résumé de la question où l'ont laissée ces auteurs; et c'est en partant de là que Barthélemy a cru pouvoir appliquer aux plantes aquatiques submergées sa théorie de la *diffusion cuticulaire* qui n'était déjà pourtant pas suffisamment démontrée pour les plantes aériennes.

Vers 1880, M. Merget, déjà bien connu par ses belles expériences de physique physiologique sur le passage des gaz à travers les stomates des plantes aériennes (1), entreprit d'aborder l'étude des échanges gazeux des plantes aquatiques submergées, et fit dès l'abord une découverte d'une importance capitale. Guidé par des considérations théoriques, M. Merget reprit sur des êtres vivants les expériences faites par M. Gernez sur des corps inertes (2); il reconnut ainsi que tous les êtres aquatiques, animaux et végétaux, sont constamment enveloppés d'une couche gazeuse adhérente qui subsiste indéfiniment sous l'eau (3). Cette couche est, il est vrai, si mince, qu'elle est absolument invisible dans les conditions

(1) Merget, *Compt. rend. Ac. sc.*, 1877, I, 376 et 959. — *Revue internationale des sc.*, 1878. — *Mém. Acad. Caen*, 1878.

(2) Gernez, *Compt. rend. Ac. sc.*, 1866, II, 883; 1867, I, 606. — *Annales scientifiques de l'Ecole normale supérieure*, 1875.

(3) Merget, *Assoc. française pour l'Av. des sc.*, *Congrès de Reims*, 1880. — *Soc. des sc. phys et nat. de Bordeaux*, 1882.

ordinaires, mais M. Merget a pu révéler son existence par des expériences ne laissant aucun doute. Dès lors, les plantes aquatiques possédant des gaz libres à la fois à l'intérieur et à l'extérieur, se trouveraient dans des conditions analogues à celles que subissent les plantes aériennes; le milieu liquide n'intervient plus qu'indirectement dans la diffusion, car c'est dans l'atmosphère adhérente que se diffusent à la fois les gaz que l'eau tient en dissolution et ceux qui sont contenus dans le système lacuneux du végétal. M. Merget admit tout d'abord qu'il y a passage direct des gaz à travers les ouvertures normales ou accidentelles que présente très fréquemment la surface épidermique des végétaux submergés; plus tard, à la suite des recherches d'Exner (1), reprises et étendues par lui, M. Merget admit un passage facile et purement mécanique à travers les parois végétales, pourvu qu'elles fussent très minces; or l'amincissement des parois, chez les plantes aquatiques, est une règle générale, et M. Merget put obtenir en faveur de son hypothèse de nombreux résultats expérimentaux (2).

Grâce à l'ensemble de ces recherches, M. Merget a pu donner, pour le mécanisme des échanges gazeux, une explication simple et tout aussi probante pour les plantes aquatiques que pour les plantes aériennes.

C'est d'après les conseils de M. Merget que j'ai entrepris des recherches sur cette question, et j'ai pensé que l'étude directe des échanges gazeux, faite indépendamment du rôle que joue l'atmosphère adhérente, devait en tout cas fournir des résultats importants.

Considéré à ce point de vue, le travail entrepris était entouré de grandes difficultés, surtout parce qu'il était nécessaire de mener de front des travaux de physique pure et de physiologie, afin de les contrôler mutuellement; on pardonnera donc

(1) Voy. *Physique de Violle*, p. 992.

(2) Voy. *loc. cit.* et *Journal d'hist. nat. de Bordeaux*, 1883. — Cassaët, *De la pathogénie des accidents de l'air comprimé* (Thèse Bordeaux, 1886). — Merget, *Thèse médecine*, 29 déc. 1888.

peut-être à ces recherches ce qui s'y trouve nécessairement d'incomplet en les regardant comme le premier essai fait pour prendre *des mesures directes de tous les échanges gazeux physiologiques d'une plante aquatique submergée*.

II. — APPAREILS EMPLOYÉS.

J'ai fait mon possible pour employer des méthodes très simples, évitant la complication des appareils qui apporte si souvent des erreurs graves, pour rechercher le plus possible à ne faire entrer seulement que les facteurs dont je voulais étudier l'action. Je décrirai ces méthodes au fur et à mesure qu'elles se présenteront. En fait d'appareils un peu compliqués, je n'en ai employé que deux, l'un destiné à l'extraction des gaz de l'eau, l'autre à faire les analyses.

1. *Appareil d'extraction des gaz*. — C'est l'appareil classique qui sert à l'extraction des gaz du sang : une pompe à mercure d'Alvergniat est reliée à un ballon à long col par un tube de gros diamètre, entouré d'un réfrigérant ascendant, tandis que le ballon lui-même est plongé dans un bain-marie d'eau chaude ; dans cet appareil tous les joints sont à fermeture hydraulique, ce qui empêche absolument la rentrée de l'air une fois le vide complet effectué. Lorsqu'on a commencé à faire le vide partiel, on détermine par une tubulure latérale du ballon, munie d'un tube à robinet, la rentrée d'un peu d'eau qui se met aussitôt à bouillir en s'échauffant dans le bain-marie ; les vapeurs abondantes ainsi produites chassent les dernières traces d'air dans le récipient de la pompe à mercure d'où on les rejette au dehors. L'appareil est alors prêt à fonctionner, et c'est par cette même tubulure latérale que l'eau, dont on veut extraire les gaz, est directement aspirée dans une éprouvette graduée au moment où on ouvre le robinet du tube correspondant.

Je dois ici faire mention d'une difficulté spéciale qui s'est présentée dès le début de ces recherches. Après avoir fait le plus complètement possible l'extraction des gaz d'un volume

déterminé d'eau ordinaire, j'avais laissé l'appareil pour m'occuper de l'analyse des gaz extraits. En revenant à l'appareil un moment après, je fus surpris de trouver un volume assez notable d'un gaz qui, analysé, se trouva être très riche en gaz carbonique. Laissé tel quel, l'appareil me donna le lendemain une nouvelle et notable proportion d'un gaz qui se trouvait être du gaz carbonique presque pur. Ayant examiné la pompe avec soin, j'acquis la certitude qu'elle ne laissait entrer ni l'eau, ni l'air, et que ce gaz ne pouvait provenir que du contenu même du ballon.

Ce fait s'est produit constamment dans le cours de mes recherches toutes les fois que j'ai dû extraire les gaz de l'eau ordinaire (voy. p. 126). J'ai pensé qu'il devait être dû à l'existence de bicarbonates et de sulfates calcaires dans cette eau ; et, dès lors, qu'il suffirait d'employer de l'eau distillée aérée pour l'éviter absolument.

C'est ce que l'expérience a pleinement vérifié : en deux ou trois coups de pompe, il est facile d'extraire tous les gaz de cette eau, surtout si la température du bain-marie est un peu élevée (60 à 80 degrés). Je sais, du reste, que tous les auteurs qui ont entrepris d'extraire les gaz des eaux naturelles ont eu à se heurter contre cette difficulté : nous avons vu que Bous-singault n'a pu réussir à chasser complètement ces gaz par l'ébullition, et les recherches nombreuses des chimistes qui se trouvaient à bord du *Challenger* (1), ainsi que de beaucoup d'autres, ont montré que l'extraction totale est réellement fort difficile toutes les fois que l'eau contient des substances fixes en dissolution.

2. *Appareil à analyse des gaz.* — C'est le même appareil que celui qui a permis à MM. Bonnier et Mangin de faire leurs belles recherches sur la respiration des végétaux (2). Cet

(1) *Report on the scientific results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76 (Physics and Chemistry)*, vol. I, p. 103 et 160.

(2) Voy. G. Bonnier et L. Mangin, *Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle* (*Ann. sc. nat.*, 6^e série, 1885, t. XVIII, p. 293).

appareil a été légèrement modifié par ses auteurs, en ce sens que le mercure est poussé dans le tube capillaire gradué, par un piston mû par une petite manivelle. Schématiquement, l'appareil se réduit à une pompe terminée par un long tube capillaire gradué; l'ouverture libre de ce tube capillaire vient s'ouvrir sous le mercure d'une petite éprouvette profonde, et c'est par cette ouverture que les gaz et les réactifs sont introduits ou rejetés.

Cet appareil est donc très simple et d'un maniement facile; les analyses se font par absorption de l'acide carbonique par la potasse, et de l'oxygène par le pyrogallate. Convenablement manœuvré, cet appareil donne des analyses d'une précision extrême : le tube capillaire est divisé en 600 divisions; mais, avec l'habitude, j'ai pu apprécier bien souvent les dixièmes de division; ceci porte l'appréciation des analyses à $\frac{1}{10000}$ environ, résultat qui n'avait encore jamais été atteint. J'ai pu apprécier ainsi et mesurer à peu près la quantité si faible de gaz carbonique qui se trouve dans l'air, et ceci sur un volume total ne dépassant pas un tiers de centimètre cube. Voici par exemple le détail de deux analyses faites le 20 juillet, vers midi :

AIR DU LABORATOIRE :

	Nombre de divisions lues sur l'appareil.		Différences indiquant.		Composition centésimale.
Volume initial.....	501,0	>.....	1,8	de CO ² ...	0,36
Après la potasse....	499,2	>.....	102,7	— O.....	20,50
Après pyrogallate ..	396,5	>.....	396,5	— Az....	79,14

AIR PRIS A L'EXTÉRIEUR :

	Nombre de divisions lues sur l'appareil.		Différences indiquant.		Composition centésimale.
Volume initial.....	503,2	>.....	0,2	de CO ² ...	0,04
Après la potasse....	503,0	>.....	103,6	— O.. ..	20,59
Après pyrogallate...	399,4	>.....	399,4	— Az....	79,37

Ces deux analyses donnent pour les compositions centésimales des chiffres assez voisins, si ce n'est pour le gaz carbonique; mais ce qui démontre que ce gaz existait réellement suivant l'excès trouvé dans l'air du laboratoire, c'est que, si on le réduit à 0,04 pour 100, on trouve par le calcul 20,56 d'oxygène et 79,40 d'azote, chiffres presque identiques à ceux que donne l'analyse de l'air extérieur (1). Ces deux analyses se contrôlent donc mutuellement. Toutefois un tel degré de précision demande une grande habitude de ce genre d'analyses; ce n'est qu'après en avoir fait plusieurs centaines que je suis arrivé à apprécier les quelques dix-millièmes de gaz carbonique existant dans l'air, et tous ceux qui ont pratiqué ce genre de travail comprendront qu'il n'y a là rien de surprenant.

Le temps nécessaire pour faire une analyse n'excède pas un quart d'heure et je suis arrivé à les faire couramment en moins de dix minutes. Le volume de gaz ordinairement employé était d'environ un tiers de centimètre cube; mais j'ai pu faire des analyses exactes sur des volumes ne dépassant pas $\frac{1}{50}$ de centimètre cube.

Cet appareil de MM. Bonnier et Mangin présente donc l'avantage très précieux de permettre l'analyse de très petites quantités de gaz, en très peu de temps, avec une très grande précision: c'est un instrument de mesures qui devient indispensable pour toutes les recherches analogues à celles que j'ai poursuivies. On verra dans la suite de ce travail que ces qualités si particulières m'étaient absolument nécessaires pour analyser rapidement les très petites quantités de gaz que j'avais à ma disposition.

3. *Éprouvette graduée à piston.* — Je dois signaler ici un

(1) Cette proportion d'oxygène dans l'air libre peut paraître un peu faible; mais elle rentre dans les moyennes les plus récentes données par les recherches précises de Morley; cet auteur indique comme minima 20,455 et comme maxima 20,989 (*Journal de physique*, 1878, IX, 213).

petit instrument qui m'a été très commode pour recueillir et mesurer les petits volumes de gaz dégagés par les plantes. C'est une petite éprouvette graduée, modifiée de la manière suivante : le corps de l'éprouvette est un tube de verre gradué *ee'* ouvert aux deux extrémités (fig. 1) ; la partie infé-

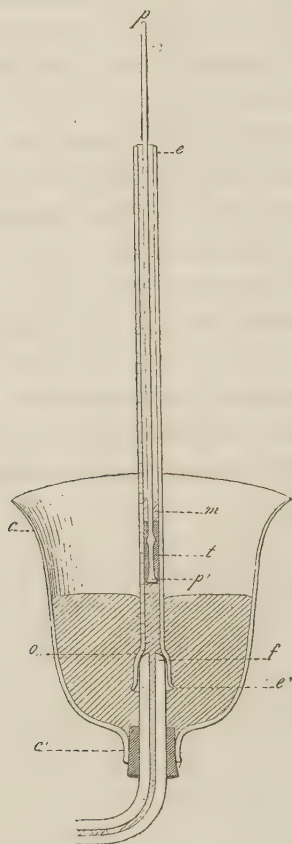


FIG. 1. — Éprouvette graduée à piston, placée sur la cuvette à mercure de la pompe d'Alvergniat. — *ee'*, tube gradué ; *pp'*, tige du piston ; *t*, corps du piston.

rieure *e'* est légèrement évasée en tube un peu plus large, destiné à coiffer l'extrémité libre du tube *f* capillaire de l'appareil à analyse décrit précédemment ; le reste est parfaitement cylindrique. Dans ce tube glisse, à frottement très doux, un piston formé d'une tige de verre pleine *pp'*, entouré à son

extrémité d'un petit tube de caoutchouc *t* formant la partie frottante du piston sur le corps de pompe. Un semblable système tient parfaitement le vide parfait, quand l'extrémité inférieure est fermée par le doigt, si on a la précaution de garder un peu d'eau ou de mercure au-dessus du piston *m*. Le diamètre interne est assez faible (4 à 5 millimètres) pour que 1 centimètre cube produise une longueur totale de plus de 5 centimètres, ce qui permet d'apprécier avec la plus grande facilité les cinquantièmes de centimètre cube et même les centièmes.

Supposons qu'avec ce petit appareil on veuille mesurer 1 ou 2 centimètres cubes de gaz recueillis dans le corps de pompe de l'appareil d'Alvergnyat : on plonge la partie inférieure évasée de l'éprouvette dans le mercure de la cuvette *cc'* de cet appareil, de manière à coiffer l'ouverture de sortie des gaz (*o*, fig. 1); puis en aspirant avec le piston, on remplit la totalité du tube avec du mercure. Il suffit alors d'ouvrir avec précaution le robinet de la pompe pour voir le gaz se dégager dans le tube gradué en déplaçant le mercure. On bouche l'ouverture inférieure avec le doigt, et, après avoir porté sur la cuvette de l'appareil à analyse, on abaisse le piston jusqu'à égaliser les niveaux à l'extérieur et à l'intérieur. On lit le volume sur le tube gradué; puis on coiffe le bout libre du tube capillaire de l'appareil à analyse par la portion évasée de l'éprouvette, et, en abaissant doucement le piston, on amène le gaz en contact avec l'ouverture de ce tube capillaire; il suffit alors d'y aspirer ce gaz pour pouvoir procéder ensuite à l'analyse à la manière ordinaire.

On voit que l'avantage de cette forme d'éprouvette graduée est tout entier dans la mobilité de sa partie fermée, mobilité qui permet d'amener le gaz dans une région rétrécie où la mesure des volumes est très précise, puis de le ramener dans une région élargie, voisine de l'ouverture, d'où on le retire facilement. Le piston permet de joindre les avantages d'une éprouvette étroite à ceux d'une large éprouvette, car il promène l'index gazeux d'une région à l'autre à volonté.

III. — CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

1° *Simplicité de structure des plantes aquatiques.* — Les plantes aquatiques submergées, que je me suis particulièrement proposé d'étudier, sont des plantes vasculaires; on sait que chez les plantes qui leur sont voisines par leurs affinités systématiques, mais qui sont terrestres, les vaisseaux sont en général très développés, abondants; ici, au contraire, ils sont comme atrophiés, très peu nombreux, parfois même détruits de bonne heure et remplacés par des espaces pleins d'air. Il en est de même des fibres et de tous les tissus si richement différenciés des plantes terrestres : *la plante entière est presque exclusivement formée par du tissu cellulaire n'ayant subi pour ainsi dire aucune différenciation.*

L'épiderme, en particulier, n'est guère caractérisé que par sa position à l'extérieur et par la juxtaposition intime de toutes ses cellules; il ne possède qu'une cuticule très mince et qui tend à disparaître à mesure que l'habitat aquatique devient plus exclusif; les stomates y sont le plus souvent absents et, quand ils existent, ils sont rares et sans aucune utilité pour la plante. Par contre, cet épiderme présente généralement de la chlorophylle dans ses cellules, ce qui est une modification importante au point de vue physiologique.

C'est surtout dans l'organe principal des échanges gazeux, dans la *feuille*, que s'observe bien la simplification générale que nous venons de signaler : le limbe s'y réduit parfois à ses deux épidermes, en dehors de la nervure médiane (*Elodea*, fig. 10); plus souvent, un tissu cellulaire lâche se trouve entre les deux assises épidermiques, et forme des mailles plus ou moins larges, de telle sorte qu'il existe un réseau de lacunes qui communiquent toutes ensemble non seulement dans la feuille, mais encore dans tout le végétal.

2° *Atmosphère interne des plantes aquatiques.* — Du reste, c'est en quelque sorte une caractéristique des plantes vivant

dans l'eau de posséder à un haut degré de développement ces espaces aérifères ramifiés à l'infini qui apportent presque à chaque cellule, si éloignée qu'elle soit, *de l'air gazeux* dans lequel elle respire comme une cellule de plante aérienne; il n'est qu'un petit nombre de cellules qui, chez ces plantes, n'ont pas au moins une portion de leur surface libre en contact avec une surface gazeuse, de sorte qu'il est assez vrai de dire que, *par l'intérieur*, les plantes que nous étudions sont peu différentes des plantes aériennes au point de vue des échanges gazeux. Il n'y a que leurs cellules épidermiques qui, par leur position, se trouvent en contact avec le milieu extérieur, et encore même, grâce aux atmosphères superficielles, il n'y a bien souvent qu'un contact indirect avec l'air dissous dans l'eau; en tous cas, vers l'intérieur, elles conservent souvent leurs relations avec l'air libre des lacunes, par exemple chez l'*Elodea*, où de petites lacunes en forme de prismes à quatre faces courent entre les cellules de l'épiderme et forment à l'intérieur de la feuille, vue de face et vivante, une série de lignes noires parallèles et serrées (fig. 5).

L'atmosphère interne est donc d'une grande importance chez ces plantes; elle est véritablement un *milieu intérieur* avec lequel la plupart des éléments vivants du végétal effectuent leurs échanges gazeux, et son étude doit nous donner de précieux renseignements sur ces échanges. Cette étude, pour se faire méthodiquement, doit commencer tout d'abord par chercher *comment les gaz internes se renouvellent*, par quelle voie et avec quelle rapidité.

Lorsque nous saurons exactement quelle sorte d'équilibre existe normalement entre l'atmosphère libre intérieure et l'atmosphère dissoute extérieure, nous pourrons entreprendre l'étude plus délicate des *échanges gazeux de la cellule* avec son milieu, étude qui comprendra la manière dont les gaz arrivent à la cellule, et leur pénétration à travers sa membrane jusqu'aux particules vivantes, aux éléments mêmes du protoplasma.

PREMIÈRE PARTIE

Échanges gazeux entre l'air des lacunes et le milieu ambiant.

Cette première étude étant particulièrement longue et difficile, j'en ai partagé l'exposé en plusieurs chapitres distincts. Dans un premier chapitre, j'étudie le milieu en lui-même ; cette étude s'imposait, car ce milieu contient les gaz sous une forme physique très spéciale. Dans le chapitre suivant, je recherche le mode de pénétration ou de sortie des gaz par une méthode purement expérimentale, en considérant la plante comme un appareil physique d'échanges gazeux. Dans le troisième chapitre, je considère les conditions naturelles dans lesquelles s'effectuent ces échanges, afin de vérifier et de généraliser, à la fois par des observations et par des expériences, les données obtenues dans la première partie.

CHAPITRE PREMIER

DU MILIEU EXTERNE AU POINT DE VUE DES GAZ QU'IL CONTIENT

Une exposition bien nette de l'état actuel de nos connaissances sur les relations des liquides avec les gaz est assez difficile à faire sans entrer dans quelques détails, à cause de la nature même des relations que nous devons considérer. Bien des questions appartenant au domaine de la physique pure y sont encore non élucidées ; et j'ai dû parfois entreprendre des recherches personnelles pour éclairer tel problème dont la solution m'était absolument nécessaire.

Quant aux connaissances que l'on possède sur les solutions gazeuses considérées comme milieu d'un grand nombre d'êtres vivants, aucun auteur n'a cherché à les réunir pour en former

une théorie générale. J'ai essayé de le faire dans ce qui suit, et, si cette introduction paraît un peu longue, j'espère qu'on voudra me le pardonner, à cause de l'importance du sujet pour la biologie générale; il est certain, du reste, que sans une semblable introduction, l'exposé de mes recherches eût été à peu près impossible à faire d'une manière compréhensible.

Division de cette étude.

La connaissance du milieu comprend trois questions :

1° Dans quelles proportions les gaz se trouvent-ils dans l'eau ?

2° Chez tous les êtres aériens, animaux ou végétaux, les échanges gazeux sont dominés par la pression propre des gaz ambiants. Peut-on trouver une *définition* de la *pression propre d'un gaz dissous* qui permette d'exprimer d'une manière simple les échanges gazeux des êtres vivants dans l'eau ?

3° Enfin les plantes étudiées renfermant des gaz libres séparés du milieu par une paroi continue, il est nécessaire de considérer d'abord le cas plus simple où le gaz libre n'est séparé du liquide par aucune paroi; quelles sont les conditions d'équilibre d'une bulle libre sous l'eau et comment s'y opèrent les échanges gazeux ?

Ces trois questions peuvent se résumer sous les titres suivants : 1° *solubilité*; — 2° *pression propre*; — 3° *bulle sous l'eau*.

1° Solubilité.

Lorsqu'un gaz est placé sous une pression déterminée en présence d'un liquide, il se dissout jusqu'à ce qu'un équilibre spécial existe entre le gaz et sa solution. Dans cette solution, le gaz n'a pas gardé son état : il est réellement *liquéfié*, aussi bien qu'un morceau de sucre le serait dans l'eau; on a pu s'en assurer d'après la densité des solutions gazeuses et aussi par la quantité de chaleur dégagée pendant la solution. Cette remarque a son importance, comme nous le verrons plus loin.

Les lois de la solubilité, énoncées par Henry et Dalton, peuvent se résumer en une seule qui est la suivante :

A une température donnée, il existe un rapport constant β entre le volume v du gaz dissous, mesuré sous la pression extérieure H après l'absorption, et le volume V du liquide absorbant. Si plusieurs gaz sont en présence du même liquide, chacun d'eux se dissout comme s'il était seul.

Le rapport constant :

$$\beta = \frac{v}{V}$$

est ce qu'on appelle le *coefficient de solubilité* du gaz dans le liquide considéré. Si $V = 1$, on a $\beta = v$; c'est-à-dire que le coefficient de solubilité indique la quantité v de gaz dissoute dans l'unité de volume.

On remarquera sans doute que dans cette expression la pression n'est pas représentée; mais on peut l'introduire, s'il en est besoin. Si le volume v , dont la pression est H , était répandu dans un volume *libre* égal à V , sa pression deviendrait h et l'on aurait :

$$vH = Vh$$

Des deux égalités précédentes on tire facilement les deux suivantes :

$$h = H\beta \quad (1) \qquad v = V\beta \quad (2)$$

Ces formules permettent de calculer sans aucune difficulté soit le volume v du gaz qui doit se dissoudre dans un liquide de volume V , mesuré sous la pression finale H ; soit la pression H sous laquelle s'était effectuée la solution du volume v de gaz dans le volume V de liquide. Ces deux problèmes se sont souvent présentés dans la série de ces recherches.

Le coefficient de solubilité dans l'eau varie avec la nature du gaz et avec la température; voici les valeurs trouvées par Bunsen (4) pour le gaz que nous avons à considérer :

(1) Voy. *Traité de physique*, par M. Violle, p. 913.

	Az	O	CO ²
0°.....	0,02035	0,04114	1,7967
5°.....	0,01794	0,03628	1,4497
10°.....	0,01607	0,03250	1,1847
15°.....	0,01478	0,02989	1,0020
20°.....	0,01403	0,02838	0,9014

De ceci résulte que la composition centésimale de l'air dissous dans l'eau doit être très différente de celle de l'air libre; voici en effet ces deux compositions centésimales vers 15 degrés :

Air libre.		Air dissous.	
CO ²	0,04	CO ²	2,19
O.....	20,80	O.....	33,98
Az.....	79,16	Az.....	63,82

Il y a plus d'oxygène que dans l'air et même le gaz carbonique, grâce à sa grande solubilité, y est en proportion notable, tandis que dans l'air il n'y en a que quelques dix-millièmes. Ces remarques sont importantes à faire comme nous le verrons plus tard. Il est même très intéressant de remarquer qu'une proportion de 2 pour 100 de gaz carbonique dans l'air libre suffit pour que l'air dissous contienne une proportion de plus de 50 pour 100 de ce gaz.

2° Pression propre.

Le mot *force élastique d'un gaz dissous dans un liquide* n'a aucun sens par lui-même; mais, pour pouvoir exposer simplement les résultats expérimentaux trouvés dans ce travail, nous appellerons *force élastique d'un gaz dissous dans un liquide* la force élastique que ce gaz devrait avoir dans l'atmosphère qui surmonte le liquide pour qu'il y ait équilibre.

1. *Hypothèse sur la constitution des solutions gazeuses.* — On considère assez souvent un liquide comme un milieu saturé de ses propres vapeurs, ou plutôt comme un corps poreux liquide dans lequel les vapeurs sont à l'état de saturation continue.

Nous pouvons étendre cette hypothèse aux solutions gazeuses et supposer que le corps que nous appelons gaz se trouve en partie à l'état *liquide* et en partie à l'état réellement *gazeux* dans les espaces laissés libres entre les particules liquides, assimilant ainsi complètement le liquide à un corps poreux. Si cette hypothèse était exacte, la force élastique du gaz contenu dans ces canaux ramifiés que laissent entre elles les particules liquides devrait être égale, pour qu'il y ait équilibre, à la force élastique du gaz qui surmonte le liquide, et par conséquent serait justement ce que nous appelons la force élastique propre du gaz dissous.

2. *Porosité des liquides*. — A côté donc de la *solubilité* des liquides pour les gaz, nous devrions considérer leur *porosité* (1). Or, il existe un fait important qui confirme la nécessité de cette distinction, car l'étude de la diffusion des gaz à travers la masse d'un liquide (2) montre que les deux seuls facteurs spéciaux aux liquides sont : l'un un coefficient β qui n'est autre que le coefficient de solubilité propre au liquide et au gaz, l'autre le facteur $\frac{1}{\sqrt{d}}$ qui correspondrait à la porosité et serait indépendant de la nature du liquide : ce dernier facteur est le seul qui existe pour la diffusion à travers une lame de graphite, et Graham appelle celle-ci une diffusion *intermoléculaire*, ce qui témoigne qu'il la considère comme s'effectuant dans les espaces que laissent les molécules entre elles.

Faisons remarquer que les dimensions des espaces inter-

(1) Cette notion de la porosité est indépendante de l'état de mouvement ou de repos que l'on suppose aux molécules liquides.

(2) M. Wroblewski a étudié la marche de la diffusion pendant les premiers instants du phénomène (voy. le *Traité de physique* de M. Violle, t. I, p. 995, où se trouvent les renseignements bibliographiques). Ses recherches s'accordent avec celles d'Exner (*id.*, 993), et la vitesse de diffusion des gaz peut s'exprimer par la formule simple $v = K \frac{\beta}{\sqrt{d}}$. Pour plus de détails, voyez à la page 77), et surtout à la page 170 où nous montrons que, dès que l'effet du coefficient β de solubilité est annulé, les vitesses relatives sont comme dans l'air.

moléculaires ne peuvent varier sensiblement que sous des actions d'une puissance colossale, se mesurant par centaines et peut-être par milliers d'atmosphères. Au plus profond des océans leur diminution est extrêmement faible, puisque la compressibilité de l'eau n'est que de $\frac{1}{150}$ environ pour 1000 atmosphères. Inversement, pour dilater d'une quantité même très petite les espaces intermoléculaires, on a calculé, d'après certaines données de la capillarité, qu'il faudrait faire agir une force d'expansion dans ces espaces dépassant plusieurs centaines d'atmosphères. En un mot, dans les circonstances ordinaires, les dimensions des *pores intermoléculaires* sont *sensiblement invariables*.

3. *Déplacement des gaz dissous*. — Puisque à l'intérieur de ces pores il existe, par hypothèse, des gaz libres, ces gaz devraient toujours avoir la même force élastique que les gaz extérieurs. Mais les espaces contenant ces gaz libres étant extrêmement petits, les gaz ne peuvent s'y mouvoir qu'avec une lenteur extrême : on a reconnu en effet que, lorsque le liquide est immobile, il faut plusieurs jours, des mois parfois quand la masse est profonde de quelques décimètres, pour qu'un gaz libre nouveau, mis en présence du liquide, se mette en équilibre complet avec lui (2).

4. *Sursaturation*. — Grâce à la lenteur des déplacements des gaz dans les pores du liquide et à l'invariabilité des dimensions de ces pores, toutes les fois qu'une variation brusque de la pression du gaz extérieur aura lieu, ce ne sera que par une variation très lente que la pression du gaz extérieur pourra se remettre en équilibre avec la première. C'est à cette lenteur de la diffusion des gaz au sein de leurs solutions que nous devons rapporter les phénomènes de *sursaturation*; la force élastique peut avoir un excès de pression de plusieurs atmo-

(1) Voy. *Comptes rendus de l'expédition du Challenger*.

(2) Voy. Graham, *Ann. de chimie*, 1850, XXIX, 197.

sphères dans les espaces intermoléculaires sans que le gaz puisse sortir, à cause de la résistance énorme qu'il y aurait à vaincre pour les dilater. Nous aurons à considérer bien souvent cet intéressant phénomène dans le cours de notre étude; mais je dois signaler tout particulièrement l'immense intérêt qu'il présente, en permettant d'obtenir une solution gazeuse à l'intérieur de laquelle les forces élastiques, telles que nous les avons définies, sont *plus grandes* que celles des gaz libres contenus dans l'atmosphère qui surmonte le liquide. (Pour plus de détails, voyez à la page 101.)

5. *Échanges gazeux avec une surface libre.* — Aucune bulle ne peut librement apparaître au sein d'une solution sursaturée, car toute bulle assez petite est comme écrasée par l'attraction moléculaire. Mais partout où les pores viennent s'ouvrir librement à l'extérieur, un courant actif tend à rétablir l'équilibre des forces élastiques. C'est ce qui a lieu à la surface même de la solution; mais l'immobilité du liquide et le peu de surface rendent ce départ tellement lent que l'eau sursaturée, par exemple, de gaz carbonique, peut être laissée à l'air libre dans un vase un peu profond, et garder un goût piquant même au bout de plusieurs jours (1). Mais si, au contraire, on agite vivement la solution avec l'air, des bulles nombreuses multiplient énormément les surfaces libres, tout en renouvelant les couches, et l'effet complet est obtenu en quelques instants. Toutes les fois qu'il s'agit soit de dissoudre un gaz, soit au contraire de le libérer rapidement, il ne faut pas oublier cette grande importance des surfaces libres et du renouvellement des couches.

6. *Atmosphères superficielles.* — C'est ici, à propos du départ des gaz de leurs solutions sursaturées, que nous devons parler d'un cas spécial présenté fréquemment par les plantes

(1) M. Gernez, dans un tube de 40 centimètres de long et de 15 millimètres de diamètre, a pu constater (au moyen d'un simple fil de platine qui s'y recouvrait de bulles) que la même solution restait sursaturée de gaz carbonique pendant plus de six mois.

aquatiques, et qui semble en contradiction avec l'hypothèse que nous admettons. Chacun sait que l'eau de Seltz, versée dans un verre, donne des bulles nombreuses qui montent sans cesse de la masse du liquide, même après que le bouillonnement initial a cessé. Ces bulles ne se produisent pas, comme on pourrait le penser, *au sein du liquide*, elles naissent *exclusivement sur les parois*, et seulement dans des points où une mince couche d'air est restée fixée, formant ce qu'on appelle une *atmosphère superficielle*; ce sont ces atmosphères superficielles qui existent aussi sur les plantes aquatiques et dont nous avons déjà parlé. M. Gernez, qui a étudié le premier ces intéressants phénomènes (1), a démontré que ces petites couches gazeuses adhérentes peuvent être enlevées à l'aide de lavages convenables, et qu'alors l'eau de Seltz la plus saturée ne donne plus une seule bulle de gaz sur les parois du vase ainsi *lavé*. C'est alors que, l'équilibre ne pouvant plus se faire que par la surface, la solution reste sursaturée pendant un temps très considérable. Ici donc, les faits, loin de contredire l'hypothèse, la confirment.

3^o *Bulle sous l'eau.*

Lorsqu'une bulle s'est formée dans de l'eau sursaturée d'air aux dépens d'une atmosphère superficielle, quelle est sa composition gazeuse? Est-ce la même que celle de l'air dissous, 33 pour 100 d'oxygène et 67 pour 100 d'azote? Ou bien celle de l'air libre, 21 pour 100 d'oxygène et 79 d'azote?

La théorie et l'observation démontrent que ce ne peut être et que ce n'est réellement que de l'air ayant la composition normale, $\frac{21\text{ O}}{79\text{ Az}}$ pour 100. C'est ce que nous exprimerons de la manière suivante :

Pour qu'une bulle gazeuse soit en équilibre indéfini avec le

(1) *Comptes rendus Ac. sc.*, 1866, II, 883; 1867, I, 606. — *Société de physique*, 1873, 8 à 13. — *Annales scientifiques de l'École normale supérieure*, 1875.

liquide qui la contient, il faut et il suffit que les forces élastiques des gaz soient égales dans la bulle et dans le liquide ambiant. Une bulle est, en effet, une portion limitée de l'atmosphère, incluse au sein de la solution.

Nous aurons à appliquer ce principe lorsque nous aurons à considérer la composition de l'atmosphère interne des lacunes, atmosphère qui ne diffère essentiellement d'une bulle que par l'existence de parois continues la séparant du milieu (voy. p. 100).

1. *Influence de la pression.* — Une bulle plongée sous l'eau aérée subit les variations de la pression extérieure par l'intermédiaire de l'eau. Si la pression extérieure augmente, son volume diminue, et la pression devient plus grande dans la bulle que dans l'eau ambiante; aussitôt son gaz libre se dissout dans cette eau, et la bulle diminue sans cesse jusqu'à extinction. Si, au contraire, c'est une diminution de la pression extérieure qui a lieu, la bulle grossit et se détache bientôt pour venir crever à la surface; de sorte que *les bulles adhérentes aux parois du vase jouent toujours le rôle de régulateurs de la saturation de l'eau.*

2. *Influence de la profondeur.* — Si nous supposons qu'une bulle libre existât à 10 mètres de profondeur, dans de l'eau aérée, la pression y serait de 2 atmosphères (1). Mais l'eau ambiante en libre communication avec la surface, grâce à la porosité du liquide, contient un air qui n'a pas d'autre pression propre que celle de l'air extérieur, c'est-à-dire 1 atmosphère; il en résulte que la bulle, puisqu'elle contient de l'air à 2 atmosphères, doit se dissoudre continuellement dans l'eau ambiante jusqu'à extinction complète. Ceci a lieu en effet même pour de faibles profondeurs : j'ai vérifié expéri-

(1) Elle serait même certainement de plus de deux atmosphères, car la *tension superficielle* de l'eau la comprime toujours; cette compression est d'autant plus forte que la bulle devient plus petite, et il arrive un moment où, grâce à elle, celle-ci disparaît subitement, comme j'ai eu l'occasion de l'observer au microscope.

mentalement qu'une pression d'eau de 10 à 12 centimètres détermine une dissolution continue de l'air quand l'eau qui l'entoure est librement aérée.

On peut même dire que, par suite de la compression directe du liquide, jamais une bulle ne pourrait rester en équilibre indéfini *sous* l'eau, comme nous l'avons exprimé plus haut, si ce n'est dans le cas où une bulle étant sur les parois d'une éprouvette pleine de liquide se trouve au-dessus de la surface libre de ce liquide.

Un cas bien instructif sur l'influence de la profondeur est celui des eaux de la mer. Nous avons indiqué plus haut l'énorme résistance des pores intermoléculaires aux pressions les plus considérables, en citant particulièrement le cas des grandes profondeurs des océans; l'eau de ces profondeurs est aérée et contiendrait alors de l'air libre dans ses espaces intermoléculaires; mais ceux-ci étant à peu près incompressibles, cet air devrait être soustrait aux pressions énormes que l'eau subit; en même temps, la diffusion, aidée par ces grands courants qui brassent les eaux de la mer souvent à de grandes profondeurs, tendrait à établir l'égalité des pressions propres dans toute la masse. Si notre hypothèse est exacte, on doit donc trouver que les eaux profondes ne diffèrent pas beaucoup de celles de la surface au point de vue des tensions gazeuses.

J'ai voulu vérifier une conclusion si importante, non seulement comme preuve de la théorie, mais encore pour la biologie générale tout entière. En consultant les Comptes rendus des *explorations sous-marines*, j'ai trouvé des analyses détaillées des gaz des eaux profondes (1); ces analyses démontrent, en effet, que ces gaz sont à peu près dans la même proportion;

(1) *Report on the scientific results of the Voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873-76 (Physics and Chemistry)*, vol. I, p. 139 à 197 et 222 à 227. — On trouve dans ce rapport un grand nombre de tableaux d'analyses, montrant la composition des gaz retirés des eaux superficielles ou profondes, et la proportion absolue dans laquelle ils s'y trouvent, exprimée en centimètres cubes et par litre. — Il arrive en général que ces eaux contiennent, surtout dans les profondeurs, *moins* d'oxygène que ne l'indiquerait la température des couches; mais les écarts, dus à la respiration des êtres qui y vivent et à

absolue et relative, que dans les eaux de la surface, bien qu'on ait dit parfois le contraire; 1 litre d'eau, prise à 5000 mètres de profondeur, ne diffère pas notablement de 1 litre d'eau prise à la surface, au point de vue des gaz dissous. De telle sorte que, d'après notre définition, la force élastique de l'air contenu dans les eaux des grandes profondeurs est sensiblement la même que dans l'air libre; et que, dans notre hypothèse, l'atmosphère s'étend librement à plusieurs kilomètres de profondeur : *malgré l'énorme pression totale que subissent alors les êtres qui y vivent, ces êtres ne respirent qu'un air en tout semblable, au point de vue des pressions propres, à celui que respirent les êtres de la surface.*

3. *Influence de la température.* — En examinant le tableau des coefficients cités plus haut, on voit que la solubilité diminue très rapidement à mesure que s'élève la température. Si nous rapprochons de ce fait la difficulté avec laquelle se meuvent les gaz à l'intérieur de leurs solutions, nous en concluons que la sursaturation doit se produire facilement pour une faible élévation de température. L'augmentation de la pression d'un gaz dissous est, en effet, très rapide, doublant de zéro à 30 degrés, tandis qu'il faudrait chauffer de 273 degrés le gaz libre pour obtenir le même effet. Pour un gaz dissous, une variation de température de 1 degré équivaut à 27 degrés pour un gaz libre, au point de vue de la variation des pressions propres.

Ces données ont une grande importance pour les conditions naturelles de vie des plantes submergées (voy. p. 135 et aussi p. 151 l'effet de la congélation).

4. *Composition de l'air libéré d'une eau par une diminution de pression.* — Nous avons vu qu'une bulle existant dans une eau normalement aérée doit nécessairement avoir la même composition que l'air extérieur; c'est là ce qui se produit

ce que les couches superficielles par où arrive le gaz sont plus chaudes, sont en général assez faibles. En tout cas, *jamais* l'aération des couches profondes n'est plus grande qu'à la surface.

quand l'eau est soumise à une très faible diminution de pression. Mais, lorsque le vide est fait entièrement, la totalité des gaz sort, et alors le gaz libéré contient 33 pour 100 d'oxygène au lieu de 21 pour 100. Entre ces deux extrêmes de la diminution de pression, il se libère un gaz qui contient d'autant plus d'oxygène que le vide est plus près d'être atteint. J'ai vérifié par l'expérience (3 octobre) qu'il en était bien ainsi; il m'a suffi de faire passer un courant d'eau aérée sans cesse renouvelée en présence d'une atmosphère limitée de gaz carbonique pur; l'air dissous s'y est d'abord libéré comme dans le vide, l'oxygène y étant dans la proportion de 33,2 pour 100 par rapport à la somme $Az + O$. Mais un quart d'heure après, cette proportion n'était plus que 32,4 pour 100; elle baissa ainsi successivement à 28,3—26,5—23,8, tendant évidemment à prendre une composition analogue à celle de l'air libre, à mesure que la pression propre des gaz libérés devenait plus considérable.

5. *Cas de l'eau sursaturée.* — La même chose a lieu toutes les fois que de l'eau en quantité indéfinie se trouve sursaturée en présence d'une atmosphère limitée. La sursaturation a pu se produire soit par une diminution directe de la pression extérieure, comme précédemment, soit par une augmentation de la température. Mais dans tous les cas la proportion d'oxygène libéré passe d'un maximum initial, correspondant au maximum de différence de forces élastiques, à un minimum final correspondant à une différence nulle, c'est-à-dire à l'égalité complète des pressions propres.

Résumé.

D'après l'hypothèse exposée plus haut, le milieu des plantes submergées, considéré au point de vue purement physique, contient les gaz dans un état très particulier; malgré la petite quantité d'air qui s'y trouve dissoute, et la différence de composition centésimale de cet air avec celui de l'atmosphère, la force élastique de cet air est, au sein de l'eau nor-

malement aérée, exactement la même que celle qui se trouve à l'extérieur; les lois de la diffusion des gaz au sein des liquides et nos propres expériences sont d'accord avec cette manière de voir; une très petite quantité d'air existe à l'état gazeux dans les pores intermoléculaires, tandis que le reste de l'air, c'est-à-dire la presque totalité, est à l'état liquide dans le dissolvant.

L'air libre est seul actif dans la diffusion, mais les pores intermoléculaires sont tellement petits que l'air s'y meut avec une lenteur extrême; par contre, leur résistance est tellement grande que cet air est complètement soustrait aux variations de la pression externe; et cela d'autant mieux que toute diminution de volume des espaces intermoléculaires ne peut que précipiter l'air gazeux à l'état liquide, à la façon de ce qui se produit pour les vapeurs saturantes. Il en résulte ce fait curieux que l'atmosphère où nous respirons se continue, en gardant sa pression propre, dans toutes les eaux naturelles et jusqu'au fond même des océans; et que tous les êtres, animaux et plantes, vivant dans les eaux, reçoivent l'oxygène à la même pression relative que les êtres terrestres.

L'invariabilité très grande des pores intermoléculaires empêche la formation libre de bulles au sein des solutions lorsque celles-ci sont soumises à une diminution de pression ou à une augmentation de température : c'est là l'explication du phénomène de la sursaturation. Lorsque des bulles se dégagent, c'est toujours en gonflant de très petites atmosphères existant normalement sur les corps solides immergés et appelées *atmosphères superficielles*.

Toute bulle existant à l'intérieur d'une eau aérée ne subsiste que si la force élastique de chaque gaz est la même à l'intérieur qu'à l'extérieur; une bulle obéit aux variations de la pression externe, tandis que les gaz dissous y sont soustraits; de là des conflits divers lorsque la pression et la température varient, conflits qui déterminent toujours des échanges gazeux entre la bulle et le liquide qui l'entoure.

Quand l'eau est sursaturée, le gaz libéré est d'autant plus

riche en oxygène que la différence de pression est plus considérable entre le gaz dissous et l'extérieur.

Remarque. — La théorie physique que nous avons admise, quoique parfaitement plausible, n'est pas absolument nécessaire, puisque l'expérience prouve directement les faits dont nous avons besoin; mais elle les relie d'une manière claire et nous avons trouvé commode de les exposer sous cette forme.

Nous connaissons maintenant la nature du milieu où sont plongées les plantes submergées et nous avons vu comment se comporte une bulle libre dans ce milieu; nous pouvons donc chercher comment se comporterait une bulle séparée du milieu par une cloison, un septum perméable, ce qui est le cas des plantes submergées; nous commencerons par chercher quelle est l'influence de ce septum sur les échanges, ce qui est l'objet du chapitre suivant.

CHAPITRE II

ÉTUDE DE LA DIFFUSION A TRAVERS LES PAROIS DES PLANTES AQUATIQUES

1^o *Preliminaires.*

Les plantes submergées ne possèdent pas de stomates, ou du moins ces ouvertures, lorsqu'elles existent, n'ont qu'un rôle à peu près insignifiant dans les échanges gazeux à cause de la nature même du milieu. Le corps tout entier est creusé d'un vaste système de lacunes normalement clos de toutes parts, et très ramifié; l'air y forme une arborisation interne très étendue, complètement séparée du milieu par des parois ne laissant aucune ouverture normale, de telle sorte que les échanges gazeux entre le milieu externe, liquide, et le milieu interne, gazeux, ne peuvent se produire que par *diffusion à travers cette paroi*. C'est, on le voit, une diffusion très particulière que nous nous proposons d'étudier, celle d'un milieu liquide à un milieu gazeux à travers une membrane vivante (1).

(1) Voy. plus loin la note de la page 70.

Une semblable étude ne paraît pas avoir été essayée encore, même en physique pure, ce qui rend la difficulté d'autant plus grande dans le cas physiologique où nous devons nous placer. Avant de l'aborder, il est utile de considérer les méthodes employées déjà pour mesurer la diffusion, bien que ces méthodes n'aient servi que pour des plantes aériennes et pour des gaz libres.

1. *Coup d'œil sur les méthodes employées.* — Les méthodes employées jusqu'ici pour l'étude de la diffusion à travers les parois des plantes pèchent toutes par ce point fondamental que le gaz étudié ne suivait jamais dans les expériences un trajet semblable à celui qu'il suit dans les conditions naturelles; tantôt ce trajet était plus long, grâce à une épaisseur plus considérable des parties membraneuses étudiées, tantôt il se trouvait plus court par suite d'une épaisseur moindre de ces membranes. C'est ainsi qu'on a étudié le passage des gaz à travers l'épaisseur totale d'une feuille disposée en dialyseur, c'est-à-dire à travers deux épidermes et tout le parenchyme intermédiaire : telles sont les expériences de Garreau (1) et de Barthélemy (2). Plus récemment, M. Müller (3), se rapprochant plus des conditions naturelles, enlevait l'un des épidermes à la feuille avant de la disposer en dialyseur; il est évident qu'alors il tombait dans un autre inconvénient, puisqu'il blessait la plante d'une manière probablement assez grave pour modifier la diffusion subséquente. Enfin M. Mangin (4), dans les recherches récentes qu'il vient de publier sur ce sujet, étudie la diffusion à travers des portions de cuticule préparées par macération et placées comme paroi commune entre deux récipients contenant des gaz différents; les résultats qu'il a obtenus sont très précis pour le sujet qu'il considérait, et sont rendus très importants parce qu'il a pu en tirer ensuite

(1) Garreau, *Ann. des sc. nat.*, 1850.

(2) Barthélemy, *loc. cit.*

(3) Müller, *Jahrbücher für wissenschaft. Bot. von Pringsheim*, VII et IX (1873).

(4) Mangin, *loc. cit.*

sur des plantes vivantes des conséquences certaines sur le lieu réel de passage des gaz chez les plantes aériennes. Cependant d'une manière générale on peut dire que toutes les recherches précédentes, quoique ayant donné chacune des résultats fort intéressants en eux-mêmes, méritent le reproche que les conditions naturelles de passage n'étaient pas assez respectées, et qu'on agissait plutôt sur des portions très limitées d'organes que sur l'ensemble du corps végétatif; c'est sans doute par suite des difficultés très grandes que présentaient ces recherches spéciales (1), qu'on s'est attaché dans toutes les expériences à simplifier les conditions physiques, aux dépens des conditions physiologiques; mais je crois que c'est une faute, car les premières nous appartiennent en général beaucoup plus que les secondes.

J'ai cherché à réagir contre cette marche généralement suivie par mes devanciers, et c'est en partie pour cela que j'ai choisi un groupe de plantes présentant une grande simplicité de conditions physiologiques; j'ai regardé comme nécessaire d'étudier la diffusion *seulement sur une plante vivante*, aussi entière que possible, et de *ne faire suivre aux gaz que le trajet qu'ils suivent normalement pour entrer dans les lacunes et pour en sortir*, c'est-à-dire le passage à travers une ou plusieurs assises continues de cellules intactes. On comprend facilement toutes les difficultés que devaient imposer de telles conditions à l'étude entreprise, car une plante vivante ne peut subir impunément les manipulations auxquelles on soumet une simple membrane.

Cependant j'ai pu arriver à faire cette étude, dans les conditions demandées, d'une manière à peu près complète: j'ai dû d'abord, il est vrai, employer une méthode qui, sans

(1) Dans ses expériences sur les plantes aériennes, ou aquatico-aériennes, M. Merget a cependant pu agir sur des plantes vivantes et observer, par exemple, la sortie naturelle de la vapeur d'eau par les *stomates* d'une feuille intacte. Mais il faut dire aussi que les méthodes qu'il a employées se trouvaient très supérieures, par elles-mêmes, à tout ce qu'on avait essayé avant lui (voy. Merget, *loc. cit.*, et aussi *Mémoires Soc. des sc. phys. et nat. de Bordeaux*).

faire la moindre blessure à la plante, exagérerait pourtant la respiration d'une manière souvent considérable, et ceci montre qu'elle souffrait évidemment pendant l'expérience; mais il est certain qu'aucun préjudice sérieux ne lui était causé, car toutes les plantes que j'ai cherché à conserver à la suite d'expériences répétées ont parfaitement survécu; et quant à la respiration, j'ai pu en tenir un compte exact dans les résultats obtenus. Le contrôle de ces résultats m'a ensuite été apporté par des expériences et des mesures variées, qui respectaient si bien l'intégrité parfaite des tissus vivants que leurs fonctions restaient normales au moment même de l'expérience et que l'accroissement de la plante se continuait ensuite sans altération; on verra que, dans ces expériences, ce que j'ai fait surtout varier ce sont les conditions *physiques*, qui m'appartenaient, tandis que j'ai ménagé le plus possible les conditions *physiologiques*, qu'il fallait garder intactes.

2. *Méthode employée.* — On sait la méthode employée par Graham pour faire la dialyse des gaz au moyen de membranes colloïdales telles que le caoutchouc : il fixait celle-ci sur une plaque poreuse limitant un récipient dans lequel il faisait le vide; l'air filtrant à travers la membrane devenait plus riche en oxygène à cause de la vitesse moindre de l'azote. J'ai cherché à employer le même moyen, à faire le *vide à l'intérieur de la plante* pour obtenir, grâce à sa canalisation intérieure, une dialyse analogue à travers ses parois.

Pour monter ainsi une plante entière et vivante en dialyseur de Graham, on ne peut songer à adapter un tube de caoutchouc directement sur la tige, beaucoup trop délicate pour résister à cette action : il faut enfermer cette tige dans un tube à parois rigides, un tube de verre par exemple, et couler entre les deux un ciment qui ne fasse plus qu'un tout de l'ensemble; la cavité du tube de verre continuant dès lors celle de la tige, il sera très facile d'adapter un tube de caoutchouc sans risquer de blesser la plante.

Pour réaliser ce système, j'ai choisi comme ciment une

solution de gélatine fusible à 30 degrés environ; une semblable solution forme à froid une masse solide assez résistante quoique élastique. Au lieu d'un simple tube de verre, dans lequel aurait glissé la masse de gélatine, j'ai employé un petit entonnoir *e* en verre, dans lequel la plante *p* est introduite à la manière d'un battant de cloche (fig. 2); la section *s* de la tige arrive à peu près au milieu de la partie tubulée de l'entonnoir. Ce dernier est ensuite fermé à sa partie inférieure, et la géla-

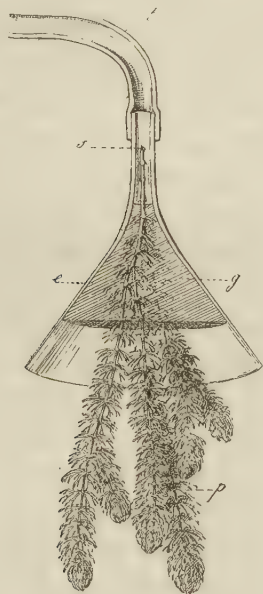


FIG. 2. — Inclusion d'une plante dans la gélatine. La section *s* de la tige se trouve isolée de l'extérieur par le bouchon conique *g* de gélatine solide.

tine fondue est versée jusqu'à la moitié à peu près de l'entonnoir. Mais auparavant on a noyé le tronçon de tige, inclus dans le tube de l'entonnoir, au moyen d'un peu de mercure, afin de préserver la section *s* de l'inclusion dans la gélatine. Par refroidissement, la masse liquide se solidifie; le mercure est rejeté en ouvrant l'entonnoir à sa partie inférieure, et la plante se trouve alors emprisonnée dans un bouchon conique *g* de gélatine qui la sépare en deux portions : l'une, grande et libre du côté de la partie évasée de l'entonnoir et qui restera plongée

dans l'air libre ou dans l'eau aérée; l'autre, courte, s'ouvrant en s dans le tube de l'entonnoir qui la continue, par où le vide sera fait dans la plante. On comprendra tout l'avantage de la forme conique du bouchon de gélatine, si l'on considère que, dès que le vide commence, la masse entière forme sou-pape et s'applique intimement sur les parois de l'entonnoir, de sorte que toute entrée d'air libre est absolument interdite.

Ce mode d'inclusion respecte parfaitement l'intégrité des tissus, car la température de 30 degrés à laquelle on l'a faite est trop faible pour les altérer; d'autre part, la gélatine forme un moule parfait qui ne peut absolument blesser la plante, puisqu'il est coulé liquide et reste toujours de consistance un peu molle et élastique.

3. *Expérimentation.* — Pour faire une expérience, on adapte un tube *t* de caoutchouc à parois épaisses au tube de l'entonnoir et on le relie d'autre part à une pompe à mercure d'Alvergnyat, dans laquelle on fait le vide. Comme le volume total interne de la plante et du tube est fort petit par rapport au volume du corps de pompe, le vide complet est obtenu en quelques instants dans la totalité de l'ensemble et on le laisse en place jusqu'à ce qu'on ait obtenu assez de gaz dans le corps de pompe pour faire une analyse.

Il peut sembler impossible au premier abord que le vide soit réellement fait dans l'intérieur de la plante; on croirait en effet que la pression barométrique doit écraser les tissus délicats de la plante, les coller l'un contre l'autre en faisant disparaître la cavité des lacunes; mais cela n'a pas lieu, comme l'ont prouvé les expériences, sans doute parce qu'ici les espaces libres sont capillaires, de sorte que la force de résistance des parois devient relativement considérable.

4. *Premiers essais.* — *Diffusion de l'air libre dans le vide à travers les parois.* — Le 8 novembre, un bouquet d'*Elodea*, disposé comme je viens de le dire, fut soumis au vide interne, mais laissé momentanément dans l'air libre. Au bout de deux

heures et demie je retirai 2^{cc},05 d'un gaz dont voici la composition centésimale :

CO ²	2,95	
O.....	27,17	
Az.....	69,88	(1)

Cette composition est extrêmement différente de celle de l'air libre ; elle se rapproche plutôt de la composition de l'air retiré par le vide d'une eau aérée normalement. Une analyse immédiate de l'air du laboratoire me donna :

CO ²	00,00	
O.....	20,14	
Az.....	79,86	(2)

Il est probable que le gaz carbonique existait dans cet air ; mais cette fois l'analyse ne me l'a pas révélé, et ce n'est pas étonnant puisqu'il s'agit d'apprécier seulement des dix-millièmes.

En tout cas, il est certain que l'air n'en contenait que des traces, et cependant le gaz obtenu en contient près de 3 pour 100.

Cette première expérience est donc bien intéressante en ce sens qu'elle nous montre une augmentation considérable de la proportion du gaz carbonique et de l'oxygène par rapport à l'azote. Mais y a-t-il eu vraiment séparation partielle des éléments de l'air, grâce à des vitesses différentes de diffusion ; ou bien d'autres phénomènes sont-ils venus troubler celui que j'étudiais ?

J'avais expérimenté seulement au déclin du jour et dans un coin sombre du laboratoire, ce qui écarte dès l'abord la production d'oxygène par assimilation chlorophyllienne ; et, du reste, d'où serait venu le gaz carbonique nécessaire non seulement à cette assimilation, mais encore à l'excès trouvé dans le gaz diffusé ?

Si l'assimilation chlorophyllienne est écartée, on pourrait penser que la plante contenait beaucoup d'oxygène et de gaz

carbonique en solution dans sa substance même, et que ces gaz ont été extraits par le vide ; en outre, la respiration pourrait suffire pour expliquer la production relativement considérable de gaz carbonique, et son action s'ajouterait à la précédente ? Nous verrons que ces effets divers ont réellement lieu, mais que la diffusion existe aussi et les surpasse de beaucoup.

5. *Diffusion de l'air dissous.* — L'expérience précédente avait eu lieu en laissant les plantes dans l'air libre ; ces conditions me paraissaient défectueuses à priori, car l'air pouvait entrer par des ouvertures accidentelles et modifier la pureté du gaz entré réellement par diffusion. En outre, je désirais étudier la rentrée de l'*air dissous* (1) et non pas celle de l'*air libre* à travers les parois de la plante. A six heures et demie du soir, je plaçai l'entonnoir et l'*Elodea* dans de l'eau ordinaire sans cesser le vide. A sept heures et demie, c'est-à-dire au bout d'une heure, j'avais obtenu 0^{cc},42 d'un mélange gazeux dont suit la composition :

CO ²	12,2	
O.....	22,0	
Az.....	65,8	(1)

Ici la proportion de gaz carbonique est devenue très considérable, celle d'oxygène est beaucoup moins forte que précédemment, quoique encore supérieure à celle de l'air, et celle d'azote a diminué aussi ; l'extraction et l'analyse des gaz de cette eau m'ont donné comme composition centésimale et comme forces élastiques relatives correspondantes (voy. p. 53) :

(1) Je dis l'*air dissous* parce que je considère les *atmosphères superficielles* comme faisant pour ainsi dire partie de la paroi diffusante ; j'étudie le passage des gaz à travers cette paroi sans me préoccuper pour le moment de sa constitution.

	Composition centésimale de l'air dissous.	Pressions relatives de l'air dissous.	
CO ²	7,53	0,14	
O.....	29,38	18,69	
Az.....	63,09	81,17	(2)

Pendant la nuit du 8 au 9 novembre (de sept heures et demie du soir à onze heures vingt minutes du matin, soit seize heures), la plante soumise au vide continu produisit 6^{cc},1 de gaz, puisés dans l'eau et ayant la composition suivante :

CO ²	7,35	
O.....	26,21	
Az.....	66,44	(3)

6. *Réalité de la diffusion à travers les parois.* — Les résultats de ces deux expériences suffisent pour résoudre la question première, de savoir s'il y a diffusion. Le bouquet d'*Elodea* tout entier ne pesait que 1^{gr},15 et ne contenait, comme j'ai pu m'en assurer, que tout au plus 10 centimètres cubes de gaz libres ou dissous ; or nous avons retiré, dans la nuit du 8 novembre, un volume gazeux égal à 6^{cc},1, c'est-à-dire soixante fois plus que ne pouvait contenir la plante, et même plus de cinq fois le volume total de celle-ci.

Ce résultat permet d'écarter absolument l'hypothèse de petites atmosphères confinées dans les tissus et se libérant lentement dans les lacunes soumises au vide ; et ceci non seulement pour cette dernière expérience, où la plante était plongée dans l'eau aérée, mais encore pour la première, où elle était dans l'air libre. En outre, les conditions de l'expérience ont été telles, qu'il est impossible d'expliquer la rentrée du gaz obtenu, et surtout la modification trouvée dans sa composition, autrement que par une diffusion directe à travers les parois de la plante ; tout prouve donc que *la diffusion existe bien réellement dans nos expériences*, et même qu'elle modifie notablement la composition de l'air qui rentre, surtout lorsque c'est de l'air libre qui se trouve à l'extérieur ; l'analyse du

8 novembre montre, en effet, que le gaz diffusé contient 27,17 pour 100 d'oxygène, tandis que l'air ambiant n'en contenait que 20,14.

Ceci montre que l'oxygène se diffuse plus vite que l'azote à travers les parois de la plante, et même il est certain que le chiffre indiqué est trop faible, car la plante est bien vivante et par conséquent respire, absorbe de l'oxygène et rejette à la place du gaz carbonique, ce qui donne un chiffre trop fort pour ce dernier.

Comme toute diffusion gazeuse, celle-ci doit obéir à la loi des différences de pressions de part et d'autre de la paroi diffusante ; quand la plante est placée dans l'eau, elle subit de la part de l'air dissous des pressions gazeuses que nous avons définies égales à celles de l'air libre ; c'est justement parce que l'air diffusé dans ce cas a une composition voisine de celle observée dans le cas de l'air libre que nous avons donné cette définition. Cette analogie, si elle est démontrée par les expériences ultérieures, sera elle-même un nouveau fait en faveur de l'hypothèse que nous avons émise sur la constitution des solutions gazeuses, puisque, d'après cette hypothèse, les gaz de l'air dissous auraient les mêmes pressions propres que dans l'air libre. Malheureusement la respiration vient encore ici troubler le phénomène d'une manière variable, et masquer en partie la ressemblance des deux modes de diffusion.

2° Influence perturbatrice de la respiration.

La réalité de la diffusion dans nos expériences ressortira encore de tout ce qui va suivre ; mais les troubles apportés par la respiration qui, comme nous le verrons, est alors beaucoup plus intense, semblent devoir enlever toute rigueur aux mesures que l'on voudra prendre, car une partie très notable du gaz, rentrée à l'état d'oxygène, se trouve transformée en gaz carbonique ; cependant un raisonnement très simple va nous montrer qu'il n'y a pas là une impossibilité si réelle que cela paraît au premier abord.

Dans les phénomènes que nous étudions, il rentre par minute, d'un côté de la membrane, un certain volume d'oxygène, un autre de gaz carbonique, un troisième d'azote; de l'autre côté de la membrane, il sort dans le récipient un volume d'oxygène moindre qu'à l'entrée; mais le rapport $\frac{CO^2}{O}$ étant voisin de l'unité, ce qui manque d'oxygène est à fort peu près représenté par un égal volume de gaz carbonique en excès sur celui qui existait à l'entrée; le volume total du mélange reste donc le même, et, conséquence importante, la proportion d'azote dans le mélange n'est pas non plus changée. Je dis que cette conséquence est importante, car, en réalité, elle nous donne le moyen d'apprécier *la vitesse relative de diffusion de l'azote de l'air à travers la paroi des plantes sans nous préoccuper de la respiration.*

Le problème se posait maintenant sous une forme bien définie et facile à résoudre :

1° Rechercher si la proportion d'azote qui se diffuse à travers la plante est constante ;

2° Si elle l'est, comparer cette proportion avec celle de l'air dialysé à travers diverses sortes de membranes, afin de juger si une semblable diffusion n'existe pas dans le domaine de la physique pure.

1. *Recherches sur la proportion de l'azote dans le gaz diffusé.*

— Je ne citerai tout d'abord que les résultats d'expériences de peu de durée, car j'ai reconnu que la pression propre du gaz carbonique diffusé pouvait devenir assez grande pour modifier ces résultats lorsque l'expérience durait plus de douze à quinze heures (voy. p. 70). Ces expériences ont été faites comme celles des essais préliminaires :

21 novembre. — *Ceratophyllum* dans l'eau aérée continuellement. Il s'est diffusé successivement des mélanges ayant pour composition :

	En 2½ minutes.	En 3 heures.	En 50 minutes.
CO ²	7,82	7,24	5,30
O.....	24,90	24,66	25,87
Az.....	67,28	68,10	68,82

23 novembre. — *Elodea* dans l'eau continuellement agitée par un courant d'air ; il s'est diffusé successivement :

	En 12 minutes.	En 35 minutes.	En 20 minutes.
CO ²	7,25	9,14	8,43
O.....	23,15	21,77	21,24
Az.....	69,60	69,09	70,32

Même *Elodea*, aussitôt placé dans l'air libre qui passait à l'état de bulles dans l'eau de l'expérience précédente :

	En 12 minutes.	En 50 minutes.
CO ²	11,54	10,81
O.....	18,65	18,26
Az.....	69,81	70,94

29 novembre. — Feuilles de *Stratiotes* d'abord dans l'eau, puis dans l'air libre ; il s'est diffusé successivement :

	Dans l'eau en 10 minutes : 0 ^{cc} ,45	Dans l'air en 24 minutes : 0 ^{cc} ,20	Dans l'air en 44 minutes : 0 ^{cc} ,45
CO ²	10,27	13,66	14,48
O.....	22,71	16,59	15,66
Az.....	67,12	69,75	69,56

L'air du laboratoire avait au même moment la composition suivante :

CO ²	0,19
O.....	20,30
Az.....	79,50

29 novembre. — Mêmes feuilles de *Stratiotes*, dans l'air libre ; il s'est diffusé :

	En 2 ^h 13 ^m
CO ²	9,20
O.....	21,05
Az.....	69,75

Le lendemain chaque feuille, depuis longtemps dans l'air libre, s'était desséchée et tordue dans sa moitié supérieure; mais tout le reste était bien vivant, et la turgescence était rendue bien visible par la rigidité de cette partie de la feuille. Il est évident que seule cette partie servait à la diffusion.

1^{er} décembre. — Un fort bouquet de *Ceratophyllum* dans l'air libre; après deux prises successives qui représentaient en partie les gaz internes (durée, vingt minutes), et que j'ai rejetées, il s'est diffusé dans le vide complet :

	En 65 minutes :
	5 ^{cc} ,40
CO ²	2,40
O.....	28,51
Az.....	69,09

J'ai continué la série de ces expériences, en variant les conditions; mais l'énumération que nous venons de faire suffit pour démontrer ce qui nous est nécessaire ici.

2. *L'azote est constant dans le mélange diffusé.* — On voit que les proportions d'oxygène et de gaz carbonique ont beaucoup varié, mais ces variations se sont en quelque sorte balancées, de sorte que *l'azote est resté sensiblement constant malgré la densité des plantes et des milieux*. Le tableau suivant résume en effet les chiffres trouvés pour ce gaz :

67,28	69,60	69,81	67,12	69,75
68,10	69,09	70,94	69,75	69,09
68,82	70,32	»	69,56	»

La proportion moyenne est 69,17 pour 100 au lieu de 79,50 que contenait l'air ambiant.

Ainsi se trouve démontrée par l'expérience l'exactitude de

notre raisonnement. Nous savons maintenant avec certitude que si la respiration n'existait pas, nous trouverions une proportion d'azote voisine de 69 pour 100 dans le mélange diffusé. Ceci nous permet d'étudier la nature même de cette diffusion, afin de rechercher si elle n'aurait pas un représentant naturel plus simple que dans le cas actuel.

3° Nature de la diffusion.

1. *Comparaison avec d'autres dialyses de l'air.* — Graham et divers auteurs ont donné des chiffres pour la composition de l'air diffusé dans le vide à travers de fines ouvertures (*effusion*), des plaques de graphite (*diffusion proprement dite*), des lames de caoutchouc (*pénétration ou diffusion colloïdale*) ou la cuticule des plantes.

Voici la composition centésimale de l'air diffusé pendant les premiers instants dans ces divers cas (calculée d'après les chiffres donnés par les auteurs, en supposant que l'air libre contenait 20,80 d'oxygène et 79,20 d'azote) :

	A travers une fine ouverture (Graham),	Graphite (Graham).	Caoutchouc (Von Woblewski).	Cuticule (Mangin).
O	19,62	19,62	40,16	34,52
Az	80,38	80,38	59,84	65,48

On voit que dans ces divers modes de diffusion la proportion de l'azote est fort différente de ce que nous avons trouvé pour les plantes aquatiques. Celle qui s'en rapproche le plus est donnée par le caoutchouc et la cuticule, mais en diffère encore assez notablement pour que nous puissions affirmer que nous avons réellement affaire à un mode de diffusion spécial et nouveau.

2. *Considérations sur la nature de la paroi.* — Puisque nous n'avons trouvé aucune indication dans les dialyses de l'air connues jusqu'à maintenant, il est nécessaire de tourner nos investigations dans un sens différent; l'étude attentive de la

constitution physique de la paroi diffusante peut nous donner des indications. Cette paroi est formée chez l'*Elodea* d'une seule assise de cellules intimement unies entre elles de manière à ne laisser ni pores, ni stomates, du moins chez les sujets que j'ai étudiés; la cuticule y est à peu près nulle, non colorable par les réactifs ordinaires de la cutine, et son rôle est en tous cas négligeable, puisque nous avons trouvé pour l'azote un chiffre très différent de celui qu'elle tendrait à donner. Toutes les cellules de l'assise ont une mince membrane de cellulose et contiennent un protoplasma très fluide avec un suc cellulaire plus ou moins abondant; l'assise entière est une paroi riche en eau dans toutes ses parties, mais surtout dans sa région moyenne. J'ai constaté qu'en effet l'eau représente dans la totalité de la plante 80 à 90 pour 100 du poids total. Comment doit se comporter une lame ainsi constituée au point de vue de la diffusion des gaz?

Il paraît probable tout d'abord que chacune des parties constitutives doit avoir son influence propre, mais que la prépondérance doit appartenir à l'élément le plus abondant; ici cet élément étant l'eau, je me trouvais amené à rechercher de quelle manière l'air se diffuse à travers une lame d'eau, afin de comparer cette diffusion à celle qui se passe chez nos plantes.

3. *Diffusion à travers une lame d'eau.* — Les recherches récentes d'un savant autrichien, M. Exner (1), m'ont été très précieuses à ce point de vue. Ce physicien a pu déterminer les vitesses relatives de diffusion de différents gaz à travers des lames d'eau très minces semblables à celles des bulles de savon, et a reconnu que les résultats obtenus sont sensiblement exprimés par une loi simple : *La vitesse de diffusion est proportionnelle à la solubilité du gaz dans la lame liquide, et à l'inverse de la racine carrée de la densité de ce gaz.*

Cette loi est tout entière dans la formule :

(1) Exner, *loc. cit.*

$$a = k \frac{\beta}{\sqrt{d}}$$

dans laquelle :

- a exprime le volume de gaz diffusé dans l'unité de temps ;
 β — le coefficient de solubilité du gaz ;
 d — la densité du gaz ;
 k — une constante dépendant en particulier de l'épaisseur de la membrane.

M. Exner exprime les vitesses relatives en prenant celle de l'air pour unité (1) ; d'après ses chiffres, j'ai calculé les vitesses de diffusion de divers gaz par rapport à l'azote. Les voici :

Az.....	1
O.....	1,87
H.....	4,38
CO ²	54,77

Partant de ces vitesses, j'ai calculé la composition qu'aurait l'air se diffusant dans le vide à travers une lame liquide ; cette composition est la suivante :

O.....	32,4
Az.....	67,6

4. *Analogie réelle des deux modes de diffusion.* — Il est frappant de voir combien la proportion d'azote, calculée de cette manière, se rapproche de celle trouvée par l'expérience sur les plantes (69,17). La différence est à peine de 1,5 pour 100, tandis qu'elle dépassait 3,5 pour 100 lorsque nous faisons la comparaison avec l'azote de l'air diffusé par la cuticule. Il est donc bien probable que la diffusion à travers les parois de la plante est très analogue à celle qui se produirait à travers une

(1) Le nombre donné dans le *Traité de physique* de M. Violle (p. 994, 2^e partie, 1) est 1,95 pour la vitesse de l'oxygène relativement à celle de l'air ; cette vitesse diffère si notablement de celle qu'indique la formule, que j'ai pensé à une erreur d'impression. L'expérience m'a démontré qu'en effet le chiffre calculé est celui qu'il faut adopter.

lame liquide immobilisée. Ainsi serait prouvée l'exactitude de notre raisonnement, que l'eau a le principal rôle dans la diffusion des gaz à travers les parois de la plante à cause de sa très forte proportion dans ces parois.

Si nous arrivions à démontrer maintenant que les vitesses de diffusion se rapprochent d'autant plus des vitesses théoriques que des actions secondaires bien certaines viennent moins troubler le phénomène, la certitude complète remplacerait la probabilité et nous pourrions affirmer que les parois des plantes aquatiques sont presque entièrement assimilables à une lame liquide immobilisée, au point de vue des échanges gazeux. Cette démonstration fait l'objet des recherches suivantes.

4° Appareil physique représentant une plante aquatique au point de vue de la diffusion.

1. *Construction de l'appareil.* — J'ai cherché tout d'abord à réaliser artificiellement ce qui a lieu chez les plantes, de manière à remplir le plus possible les conditions essentielles de la diffusion, tout en évitant toutes les causes qui viennent la troubler dans les conditions ordinaires (respiration, pression dans des espaces capillaires, etc.). L'appareil que j'ai imaginé (fig. 3) ressemble beaucoup comme disposition à celui qu'on emploie dans l'expérience classique du crève-vessie, mais est plus facile à manipuler; il se construit facilement au moyen d'une cloche *c* de verre, de forme cylindrique, possédant deux ouvertures opposées : l'une grande, *O*, sur laquelle sera fixée la lame diffusante; l'autre petite, *o*, par où s'opérera le vide. Une forte toile *m* est solidement attachée sur la grande ouverture qui présente un rebord à cet effet; puis on trempe cette partie dans une solution de gélatine à 5 pour 100, liquéfiée par la chaleur, de manière à imbiber la toile et la ligature d'une manière complète. Par refroidissement, l'enduit de gélatine se solidifie et forme une membrane continue bouchant tous les pores naturels de la toile, et fermant d'une

manière parfaite l'ouverture de la cloche. C'est cette membrane qui représente la paroi de la plante, car elle contient comme celle-ci une quantité d'eau considérable, environ 90 pour 100. Il suffira de faire le vide dans le récipient pour forcer l'air à se dialyser à travers cette membrane, d'une manière que nous pouvons à priori dire très voisine à la fois de celle qui se produit pour les plantes et aussi pour une lame liquide.

2. *Emploi de l'appareil.* — L'appareil est d'abord entièrement rempli d'eau et relié à la pompe à mercure par un tube *t*



FIG. 3. — Appareil de diffusion. — *m*, membrane à travers laquelle s'opère la diffusion; *O*, grande ouverture de la cloche *c*, fermée par cette membrane; *o*, petite ouverture de la cloche, par où se fait le vide au moyen du tube *t*.

de caoutchouc, puis on fait le vide de l'eau. Ce procédé permet d'obtenir un vide beaucoup plus rapide et en même temps de voir si une fine ouverture ne laisse pas entrer de l'air libre, auquel cas on appliquerait extérieurement un peu de la solution de gélatine sur le lieu d'où s'échappent les bulles dans l'appareil. Le vide étant complet, on laisse l'appareil, pendant un temps assez court, à lui-même, puis on recueille par quelques coups de pompe la plus grande partie du gaz diffusé pour procéder à l'analyse.

3. *Expériences.* — Le 6 décembre, un appareil à gélatine est soumis au vide et laissé dans l'air libre. La diffusion est établie bien régulièrement, grâce à de fréquents coups de pompe qui rejettent les gaz passés au début. A trois heures trente-cinq minutes le vide est complet; à quatre heures dix minutes, soit au bout de trente-cinq minutes, je recueille 1^{cc},80 d'un gaz qui, soumis à l'analyse, me donne comme composition centésimale :

CO ²	9,24
O.....	30,08
Az.....	60,69

Une analyse immédiate de l'air ambiant est aussitôt faite; en regard de cette analyse, on voit la composition *théorique* qu'aurait cet air après dialyse à travers une lame liquide, composition calculée d'après les coefficients donnés par M. Exner :

	Air libre.	Air diffusé théorique.
CO ²	0,28	11,65
O.....	20,62	29,08
Az.....	79,11	59,28

On voit que les quantités trouvées sont voisines des quantités calculées; la différence la plus forte est celle attribuée au gaz carbonique, et dépend probablement de ce que le chiffre 0,28 est un peu trop fort : la moindre erreur (et on sait combien il est facile d'en faire quand il s'agit de dix-millièmes), est multipliée par 55,5, ce qui l'amplifie beaucoup. Si nous négligeons le gaz carbonique, nous trouvons des chiffres très voisins des chiffres théoriques :

AIR DIFFUSÉ : composition		
	Trouvée.	Calculée.
O.....	33,13	32,91
Az.....	66,87	67,09

On voit que les valeurs trouvées sont presque identiques

avec les valeurs calculées. Ceci prouve que la diffusion s'opère bien comme nous l'avions conçu à l'avance.

Dans un autre appareil, une couche de gélatine épaisse de 3 ou 4 millimètres laissa passer, en quarante-huit heures, seulement 8 centimètres cubes d'un gaz qui, analysé, me donna (en négligeant CO^2) :

O.....	32,65
Az.....	67,35

De ces deux analyses, il est permis de conclure que la diffusion s'opère bien à travers une solution de gélatine solide comme à travers une lame d'eau, c'est-à-dire qu'une *paroi artificielle, contenant la même proportion d'eau que celle des plantes aquatiques, est tout à fait assimilable à une lame d'eau qui serait solidifiée.*

Mais, si l'identité est à peu près complète sur un appareil physique, elle ne paraît pas l'être tout à fait pour l'appareil physiologique; car la petite différence de 1,5 pour 100 dans l'azote subsistait toujours pour les plantes, et je me demandais si la diffusion ne s'y produisait pas réellement avec des coefficients différents de ceux que je supposais, quoique très voisins, lorsqu'un phénomène inattendu vint me donner une explication et une preuve expérimentale sur lesquelles je ne comptais pas.

4. *Respiration spontanée dans l'appareil à gélatine.* — Ce phénomène se produisit alors que je suivais les circonstances de la diffusion sur une même lame de gélatine pendant plusieurs jours, et d'abord il ne me frappa point. Le 26 novembre, un appareil fut formé au moyen d'une solution de gélatine; cette solution était faite depuis plusieurs jours, et je la fondais au bain-marie, à une douce chaleur (30 à 40 degrés) chaque fois qu'il en était besoin.

Voici les compositions relatives, en oxygène et en azote, de l'air dialysé au travers de la membrane, du 26 au 28 novembre :

	26 novembre.	27 novembre.		28 novembre.		
O.	29,79	29,10	27,89	24,57	22,18	21,03
Az.	70,21	70,90	72,11	75,43	77,82	78,97

L'expérience ne put être continuée, car le 29 novembre l'appareil était percé; on voit qu'en deux jours la diffusion a varié dans le même sens d'une manière à peu près régulière et très intéressante; j'avais pensé tout d'abord, en voyant la proportion relative d'azote augmenter si sensiblement, qu'une ouverture s'était produite par où l'air pénétrait en nature. Mais j'ai dû écarter cette hypothèse en considérant le volume absolu des gaz dégagés à l'heure :

26 nov.	En 30 minutes....	1 ^{cc} ,20, ce qui fait en 1 heure.....	0 ^{cc} ,60
27 nov.	{ En 15 heures.	15 ^{cc} ,00, —	 1 ^{cc} ,10
	{ En 35 minutes... ..	0 ^{cc} ,70, —	 1 ^{cc} ,20
27 nov.	{ En 20 heures.....	8 ^{cc} ,10, —	 0 ^{cc} ,42
	{ En 2 ^h 30 ^m	1 ^{cc} ,45, —	 0 ^{cc} ,58

On voit qu'au contraire le volume absolu tendait à diminuer; et, du reste, à partir de la deuxième expérience du 27 novembre, l'appareil était plongé dans de l'eau très aérée, ce qui n'empêcha pas le volume absolu total et la proportion d'oxygène de baisser toujours. Par contre, la proportion d'acide carbonique tendait plutôt à augmenter, mais faiblement, passant, de 8 pour 100 au début, à 9 pour 100 à la fin. Toutes ces circonstances réunies, avec d'autres même qu'il serait trop long d'énumérer, me firent comprendre qu'un phénomène nouveau venait d'apparaître : la gélatine s'était ensemencée grâce aux germes de moisissures flottants dans l'air, et était devenue un véritable milieu de culture dans lequel une respiration énergique saisissait l'oxygène au passage. Le microscope me montra dans ma solution primitive de gélatine une multitude de filaments enchevêtrés qui se multipliaient activement; la paroi avait ainsi acquis spontanément une respiration propre, s'il est permis de dire ainsi, et la comparaison avec la paroi vivante d'une plante aquatique devenait presque une identité.

5. *Véritable effet de la respiration dans la diffusion.* — Le raisonnement primitif que nous avons fait tout d'abord (p. 73), que la respiration ne pouvait troubler le volume total des gaz diffusés, n'était donc qu'une première approximation, très utile au début, mais qu'il est nécessaire de rectifier maintenant. Il me semble qu'on peut le faire de la manière suivante :

Dès l'instant que la paroi respire, elle est un véritable centre producteur de gaz carbonique ; tant que ce gaz n'y atteint pas une pression égale à celle qu'il a dans l'air extérieur, tout ce que produit la respiration passe dans les lacunes, et c'est alors que la respiration ne trouble pas sensiblement le volume total des gaz diffusés. Mais, dès que le gaz carbonique produit dans la paroi y atteint une tension supérieure à celle qui existe dans l'air extérieur, *il s'écoule à la fois vers les deux faces de la membrane* ; il en résulte une perte, une diminution du volume total ; la proportion de l'oxygène continue de s'abaisser, tandis que celle du gaz carbonique n'augmente plus beaucoup, même sous l'influence d'une respiration très intense.

Il y aurait sans doute encore d'autres perturbations dont il faudrait tenir compte, apportées par la respiration (1) ; mais l'analyse de leurs effets, théorique, assez délicate, du reste,

(1) La plus importante, qui n'avait pas attiré mon attention tout d'abord, est due à ce que le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ étant plus petit que l'unité, dans la plupart des cas, le volume total est diminué, ce qui cause une augmentation relative de l'azote. Un grand nombre de déterminations précises, faites dans un autre ensemble de recherches, m'a montré que le rapport $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}}$ est en général pour ces plantes voisin de $\frac{80}{100}$, c'est-à-dire que toutes les fois qu'un volume d'oxygène égal à 5 est absorbé, il ne se trouve remplacé que par un volume de gaz carbonique égal à 4. Or la respiration a, dans nos expériences, été assez forte parfois pour absorber en oxygène plus de 10 pour 100 du volume total ; cet oxygène n'ayant été remplacé que par 8 pour 100 de gaz carbonique, on voit que dans ce cas le volume total a perdu 2 pour 100 par le seul fait de la respiration ; une perte si considérable suffirait à elle seule pour expliquer l'écart observé entre la théorie et l'expérience, si d'autres causes perturbatrices ne venaient y concourir.

montre qu'il est inutile de s'en occuper. Nous pouvons dire que, *tant que la respiration n'est pas très intense, elle ne peut réellement pas troubler sensiblement le volume total des gaz diffusés.*

Remarque. — Dans la série des nombres exprimés plus haut pour l'appareil à gélatine (p. 83), on voit que la respiration des moisissures y était déjà notable dès le début de l'expérience, au 26 novembre, dépassant même un peu la moyenne de ce qu'on trouve chez les plantes aquatiques. C'est après avoir reconnu la cause de ce fait que, le 6 décembre, j'ai recommencé mes expériences au moyen d'un nouvel appareil dans lequel j'employai une solution récente de gélatine, chauffée du reste à 400 degrés par mesure de précaution : les résultats furent bien conformes à la théorie, comme on l'a vu plus haut (p. 82).

Ainsi la plupart des résultats obtenus sur les plantes ont pu se réaliser d'une manière absolument analogue sur un appareil physique, et il nous est permis d'affirmer avec certitude les résultats que nous avons obtenus, malgré les troubles apportés par la respiration. Il existe cependant une autre cause qui tend à modifier les résultats dans le même sens que la diffusion, mais par un tout autre mécanisme : c'est l'existence dans l'intérieur de la plante soumise au vide interne d'une pression gazeuse réelle; le vide n'y est jamais complet. Seulement cette pression était tellement faible dans nos expériences que son influence était réellement négligeable; dans les suivantes nous allons voir qu'elle ne l'est plus.

5° Pression déterminée dans les espaces capillaires.

Les espaces capillaires des plantes que nous avons expérimentées sont tellement petits, comme diamètre, que la circulation des gaz ne peut s'y faire un peu rapidement qu'en nécessitant une pression notable. Dans les expériences de diffusion faites sur l'air libre ou dissous, les masses de gaz

circulant dans les fins canaux des feuilles et des tiges étaient assez faibles pour que la pression y fût à peu près nulle, comme l'indiquent les résultats obtenus : il semble que le calibre des lacunes soit réglé de manière à suffire amplement à la circulation facile des produits ordinaires de la diffusion. Mais, si nous employons un gaz dont la diffusion soit beaucoup plus rapide, l'insuffisance des lacunes va paraître par une élévation notable de la pression à leur intérieur. J'ai fait un certain nombre d'expériences au moyen du gaz carbonique, libre ou en solution, et les résultats obtenus m'ont prouvé qu'il en était réellement ainsi.

A titre d'exemple, je citerai une portion de la série d'expériences faites sur un rameau de *Ceratophyllum*, dont la partie libre hors de la gélatine, servant seule à la diffusion, pesait vivante 7^{gr},81 (sèche 0^{gr},567).

Trois colonnes expriment les résultats de chaque analyse; la première donne la composition centésimale du gaz obtenu, y compris le gaz carbonique; la deuxième, la même composition centésimale, non compris le gaz carbonique; la troisième donne en millimètres cubes les quantités absolues de chaque gaz diffusées en une minute.

Diffusion des gaz à travers un rameau de *Ceratophyllum* soumis au vide interne à quatre heures quarante-cinq minutes, et laissé d'abord dans l'air libre :

(1)	{ De 4 ^h ,45 ^m à 5 heures. " " " "			(2)	{ De 5 heures à 5 ^h 32 ^m . Diffusé : 0 ^{cc} ,40. Soit 13 ^m à la minute.		
	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute		Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	2,10	»	»	CO ² ...	7,91	»	1,03
O.....	21,14	22,11	»	O.....	20,95	22,77	2,72
Az....	76,26	77,88	»	Az....	71,14	77,23	9,25

Au même moment l'air du laboratoire contient :

O.....	20,40
Az.....	79,60

A cinq heures cinquante-deux minutes, la plante se trouve plongée dans une *solution sursaturée de gaz carbonique*, faite auparavant sous une pression de 122 centimètres de mercure :

(3) { De 6^h,2^m à 6^h,8^m
Diffusé : 0^{cc},74.
Soit 120^{m3} à la minute.

(4) { De 6^h,13^m à 6^h,23^m.
Diffusé : 1^{cc},28.
Soit 130^{m3} à la minute.

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	49,13	»	58,96
O.....	10,52	20,68	12,62
Az....	40,55	79,32	48,42

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	89,54	»	116,40
G.....	2,10	20,68	2,73
Az....	8,36	79,32	10,87

(5) { De 6^h,34^m à 6^h,44^m.
Diffusé : 0^{cc},88.
Soit à la minute 0^{cc},09.

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	91,55	»	82,40
O.....	1,65	20	1,48
Az....	6,80	80	6,12

A six heures cinquante-six minutes, la plante est plongée dans une eau contenant :

3 parties d'eau distillée aérée ;
1 partie d'eau chargée de CO² à 122 centimètres.

(6) { De 6^h,56^m à 7^h,11^m.
Diffusé : 0^{cc},80.
Soit à la minute 0^{cc},053.

(7) { De 7^h,17^m à 7^h,32^m.
Diffusé : 0^{cc},64.
Soit à la minute 0^{cc},043.

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	73,20	»	38,80
O.....	8,25	23,30	4,37
Az ...	18,56	76,70	9,84

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	68,56	»	29,48
O.....	7,26	23,09	3,12
Az....	24,18	76,91	10,40

(8) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 7^{\text{h}},37^{\text{m}} \text{ à } 8^{\text{h}},41^{\text{m}}. \\ \text{Diffusé : } 1^{\text{cc}},96. \\ \text{Soit à la minute } 0^{\text{cc}},031. \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	71,21	»	22,07
O.....	5,80	20,13	1,80
Az.....	23, »	79,87	7,13

A huit heures quarante-deux minutes, l'eau est rejetée, la plante est dans l'*air libre* :

(9) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 8^{\text{h}},53^{\text{m}} \text{ à } 9^{\text{h}},13^{\text{m}}. \\ \text{Diffusé : } 0^{\text{cc}},63. \\ \text{Soit à la minute } 0^{\text{cc}},031. \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	27,15	»	8,42
O.....	20,47	28,10	6,35
Az.....	52,38	71,90	16,24

A neuf heures trente minutes, la plante est plongée dans une grande quantité d'*eau aérée* :

(10) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 9^{\text{h}},35^{\text{m}} \text{ à } 9^{\text{h}},47^{\text{m}}. \\ \text{Diffusé : } 0^{\text{cc}},33. \\ \text{Soit } 0^{\text{cc}},028 \text{ à la minute.} \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	18,61	»	5,21
O.....	20,82	25,68	5,83
Az.....	60,58	74,32	16,96

(11) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 9^{\text{h}},54 \text{ à } 10^{\text{h}},09^{\text{m}}. \\ \text{Diffusé : } 0^{\text{cc}},32. \\ \text{Soit } 0^{\text{cc}},021 \text{ à la minute.} \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	12,75	»	2,60
O.....	20,90	23,96	4,39
Az.....	66,39	76,04	13,94

Du 20 au 21 novembre, la plante fut laissée dans cette même *eau aérée* :

(12) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 10^{\text{h}}, 15^{\text{m}} \text{ s. à } 10^{\text{h}}, 30^{\text{m}} \text{ m.} \\ \text{Diffusé : } 7^{\text{cc}}, 60. \\ \text{Soit } 0^{\text{cc}}, 010 \text{ à la minute.} \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	0,44	»	0,04
O.....	18,43	18,52	1,84
Az....	81,13	81,48	8,11

Le 21 novembre, à partir de dix heures cinquante minutes du matin, un fort courant de bulles d'air produites par une trompe agite sans cesse l'eau où est plongée la plante :

(13) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 11 \text{ heures à } 11^{\text{h}}, 24^{\text{m}}. \\ \text{Diffusé : } 0^{\text{cc}}, 40. \\ \text{Soit à la minute } 0^{\text{cc}}, 017. \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	7,82	»	1,33
O.....	24,90	27,01	4,23
Az....	67,28	79,99	11,44

(14) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 11^{\text{h}}, 30^{\text{m}} \text{ à } 2^{\text{h}}, 33^{\text{m}}. \\ \text{Diffusé : } 3^{\text{cc}}, 18. \\ \text{Soit à la minute } 0^{\text{cc}}, 017. \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	7,24	»	1,23
O.....	24,66	26,58	4,19
Az....	68,10	73,42	11,58

Le même jour, la plante est placée dans l'air libre; cet air est le même que celui que dégage la trompe et qui barbotte dans l'eau du cristalliseur :

(15) $\left\{ \begin{array}{l} \text{De } 2^{\text{h}}, 43^{\text{m}} \text{ à } 3^{\text{h}}, 33^{\text{m}}. \\ \text{Diffusé : } 1^{\text{cc}}, 42. \\ \text{Soit à la minute } 0^{\text{cc}}, 028. \end{array} \right.$

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²	Quantités absolues à la minute
CO ² ...	5,30	»	1,17
O.....	25,87	26,92	5,69
Az....	68,82	73,08	15,14

Analyse de cet air libre.

	Pour 100 avec CO ²	Pour 100 sans CO ²
CO ²	0,20	»
O.....	20,38	20,44
Az.....	79,41	79,56

Cette série d'expériences va nous permettre de reconnaître que le vide est d'autant moins complet que la rentrée du gaz

est plus rapide, et nous donner en même temps quelques autres résultats intéressants.

Nous avons obtenu dans six expériences (3, 4, 5, — 6, 7, 8) une diffusion rapide de gaz carbonique, et nous connaissons les quantités absolues de ce gaz alors diffusées à travers la plante, ainsi que les pressions qui produisaient ces diffusions (122 centimètres de mercure, ou $\frac{122^{\text{cm}}}{4}$) ; calculons maintenant les quantités théoriques, en prenant pour base de calcul la vitesse absolue de diffusion reconnue pour l'azote.

Les expériences (2, — 12, 13, 14) nous permettent de dire que la quantité absolue d'azote diffusée en une minute était d'au moins 10 millimètres cubes ; cet azote étant pris dans l'air ou dans l'eau, où sa tension est d'environ $\frac{80}{100}$, la quantité absolue diffusée serait $10 \times \frac{100}{80} = 12,5$ pour l'azote pur à tension $\frac{100}{100}$. Si nous admettons que le gaz carbonique est cinquante-cinq fois plus diffusible que ce gaz, à la même pression $\frac{100}{100}$ et par minute, il devrait s'en diffuser $12,5 \times 55 = 687,5$. Dans nos expériences la pression étant d'abord $\frac{122}{76} = 1,6$, la quantité absolue qui aurait dû se diffuser est $687,5 \times 1,6 = 1100$ millimètres cubes (exp. 3, 4, 5).

Or la quantité absolue maxima qui a diffusé dans nos expériences est 116 millimètres cubes, soit environ dix fois moins que ne l'indique la théorie. Ce résultat contradictoire ne peut s'expliquer qu'en admettant, ou bien que le gaz carbonique ne se diffuse pas à travers la plante avec le coefficient que nous avons indiqué (ce qui serait inexplicable d'après nos autres expériences), ou bien qu'une pression égale aux neuf dixièmes de la pression extérieure existait pour ce gaz à l'intérieur des lacunes. Cette deuxième hypothèse est rendue la plus probable dès que l'on considère ce qui suit :

1° L'observation attentive des analyses précédentes montre avec une certitude absolue qu'en effet du gaz subsiste dans

les lacunes en proportion telle qu'il doit y provoquer une pression très notable ; car *il faut un certain temps pour que le courant de diffusion soit normalement établi, c'est-à-dire pour que le gaz retenu dans les tissus et dans les lacunes ait été balayé par celui qui se diffuse régulièrement.*

Ceci ressort nettement de l'expérience n° 3, où l'arrivée subite du gaz carbonique balaye quatre à cinq fois plus de gaz oxygène et azote que n'en fournissait la diffusion dans l'expérience 2 ; on le voit bien encore dans les expériences 9, 10 et 11, où le vide extrait de la plante plus de gaz (carbonique surtout) que n'en fournit ensuite la diffusion régulière (exp. 13, 14, 15).

2° On verra dans la suite des expériences données plus tard (voy. p. 124) que l'existence d'une pression à l'intérieur des lacunes, par suite des frottements apportés à la circulation des gaz, est un fait absolument constant, dès que cette circulation est un peu rapide.

3° Enfin j'ai entrepris quelques expériences d'après une méthode différente de la précédente, et il semble que les quantités de gaz carbonique diffusées se rapprochent d'autant plus des quantités théoriques que l'on fait agir de moins fortes différences de pression ; ces expériences étant encore à la période d'essais, je dois me borner à dire que les coefficients qu'elles donnent pour ce gaz ont atteint 40 dans certaines conditions favorables, chiffre assez voisin du coefficient de diffusion trouvé pour les lames liquides.

En présence de ces divers résultats, on est absolument obligé d'admettre que *la circulation du gaz carbonique dans les espaces capillaires de la plante peut ne plus suffire à la rentrée par diffusion dès que l'on fait agir des différences de pression un peu fortes, et qu'il doit en être de même pour tout gaz possédant une grande vitesse de diffusion.*

Quand au contraire on agit sur des gaz dont les vitesses de diffusion sont beaucoup moindres, on peut employer sans inconvénient de fortes différences de tension de part et d'autre de la paroi ; c'est ce que nous avons fait dans les expériences

sur nos plantes au moyen des gaz de l'air, et l'on a vu que ces gaz ont pu se dialyser dans le vide des espaces aérifères assez lentement pour permettre à la circulation interne de n'éprouver aucun frottement appréciable, comme l'indiquent les résultats obtenus ; de sorte que nous pouvons poser ici une conclusion parallèle à la précédente, en disant que *la circulation des gaz de l'air dans les espaces capillaires de la plante reste facile, même pour une rentrée par diffusion déterminée par de fortes différences de pression.*

Ce résultat n'est pas sans importance, car dans la nature il est rare qu'il se produise des différences de pression aussi grandes que dans nos expériences, de sorte que *le calibre des lacunes semble réglé de manière à suffire amplement à la circulation facile des produits ordinaires de la diffusion.* Nous retrouverons plus tard des résultats analogues.

Pour la mesure rigoureuse des vitesses, on peut dire cependant que la pression déterminant cette circulation ne peut jamais être nulle ; dès qu'il y a courant gazeux, il y a en effet pression un peu plus forte au point de départ qu'au point d'arrivée, même si le courant est très faible, comme il l'est ici ; mais l'action perturbatrice ainsi apportée se trouve ici certainement très faible, et même elle est négligeable à côté de celle de la respiration, comme nous le disions à la page 69. Quoi qu'il en soit, comme elle se trouve agir dans le même sens que celle-ci, c'est-à-dire qu'elle tend aussi à favoriser la diffusion du gaz le moins diffusible, qui est ici l'azote, nous sommes en droit de dire que ces deux causes viennent ajouter leurs effets perturbateurs dans le phénomène : l'une et l'autre tendent à déterminer dans l'air dialysé à travers les parois une légère augmentation de la proportion relative d'azote. Or nous avons trouvé justement dans toutes nos expériences un excès d'azote, fort petit il est vrai, dans l'air dialysé : au lieu de 67,6 pour 100 qu'indiqueraient la théorie et les mesures directes sur un appareil physique (p. 82), nous avons trouvé en moyenne 69,2 pour 100. La différence est certainement assez faible pour s'annuler complètement dès que l'on tient

compte des troubles apportés par les deux causes précédentes, la respiration et la pression dans les espaces capillaires.

En présence de ces résultats, je crois pouvoir dire qu'il est suffisamment prouvé que *l'oxygène et l'azote se comportent dans la traversée des parois des plantes d'une manière à peu près identique à celle qu'ils présenteraient en traversant une lame d'eau*; la chose n'a pu être démontrée d'une manière absolument complète encore pour le gaz carbonique, à cause de la grandeur des troubles qui se présentent dans les expériences, mais cependant la diffusion de ce gaz est également très rapide et comparable seulement à celle qui se produirait au travers d'une lame d'eau. Nous allons voir tout à l'heure une dernière preuve apportée par la diffusion de l'hydrogène à cette grande ressemblance qui existe entre les parois des plantes submergées et les lames liquides au point de vue des échanges gazeux.

Autres résultats. — Avant de quitter la série des analyses que nous avons rapportées plus haut, je dois signaler encore que ces résultats intéressants qu'elles renferment.

1° Si l'on compare les quantités absolues de chaque gaz diffusées au commencement (exp. 2) et à la fin (exp. 13, 14, 15), on verra qu'elles ont presque doublé dans l'intervalle; il semble que le passage continu de beaucoup de gaz dans les expériences intermédiaires ait dilaté les canaux ou du moins les ait déblayés.

2° Même dans les solutions concentrées de gaz carbonique, il se trouvait de l'oxygène et de l'azote en quantité presque aussi grande que dans l'eau normalement aérée, puisque ces gaz se sont diffusés en quantités très notables (exp. 4, 5, 6, 7 et 8) en même temps que le gaz carbonique.

3° Quand la durée de l'expérience est assez grande, le gaz carbonique pris dans l'eau aérée peut atteindre, à l'intérieur de la plante et du récipient, la pression qu'il possède à l'extérieur, et cesse alors de se diffuser. C'est ce qui explique la quantité très faible de ce gaz trouvée dans l'expérience 12, qui a duré douze heures; il est intéressant de lui comparer à

ce titre l'expérience suivante qui ne dura que vingt-quatre minutes.

J'ai entrepris plusieurs autres séries de recherches dont il m'est impossible de parler pour le moment, car elles se rapportent aux échanges gazeux *chimiques* de la plante ; elles semblent démontrer que le problème de la diffusion, dès qu'on veut l'approfondir et lui donner une rigueur plus grande que celle que je lui ai donnée ici, vient se compliquer chez la plante vivante de phénomènes très divers et très intéressants, dans lesquels il faut une attention extrême pour éviter les erreurs. J'ai surtout cherché à donner dans ce qui précède un aperçu des méthodes que j'ai suivies et montrer ce qu'on peut faire sur les plantes vivantes pour étudier la diffusion.

6° Contrôle de la méthode du vide.

Avant de donner les conclusions de cette étude, je crois devoir fournir un contrôle certain de la méthode du vide en elle-même qui y a été employée, afin de ne laisser aucun doute à l'égard des résultats que j'ai donnés dans cette première série de recherches. Ce contrôle était nécessaire, à la fois pour la méthode et pour les appareils employés ; j'ai pu le faire de deux manières différentes qui se complètent mutuellement :

1. *Contrôle de la méthode par la dialyse de l'air à travers le caoutchouc.* — J'ai employé un appareil en tout semblable à celui qui m'a permis d'étudier la diffusion à travers la gélatine (fig. 3) ; la toile qui ferme l'ouverture de la cloche est simplement recouverte, au lieu de gélatine, d'une lame de caoutchouc tendue. Je n'indique ici qu'une seule analyse du gaz dialysé :

28 novembre. — Dialyse de l'air libre à travers le caoutchouc :

	Composition pour 100 de l'air libre (laboratoire)	Composition pour 100 air dialysé	Composition pour 100 calculée
O.....	20,35	39,43	39,45
Az.....	77,65	60,57	60,55

La composition centésimale indiquée dans la troisième colonne a été calculée d'après les coefficients récents et très exacts déterminés par M. Wroblewski (1). On voit que l'identité est à peu près absolue pour les gaz de l'air, la différence n'étant que de deux dix-millièmes entre les quantités trouvées et les quantités théoriques; ceci nous permet d'affirmer la rigueur de la méthode que nous avons suivie avec l'appareil à gélatine.

2. *Contrôle de la méthode par la détermination du coefficient de diffusion de l'hydrogène à travers les parois d'une plante vivante.* — J'ai employé un bouquet de *Ceratophyllum* qui fut disposé comme dans mes expériences précédentes (fig. 2), et soumis au vide interne; la plante a été placée successivement dans l'air libre, dans une solution d'hydrogène et dans une solution d'azote. La composition gazeuse de chaque milieu a été déterminée par l'extraction des gaz dans le vide, suivie de l'analyse. Je ne puis entrer dans le détail des onze analyses et de tous les calculs que j'ai dû faire pour tenir compte de toutes les données du problème; celui-ci était rendu très complexe, en effet, par l'impossibilité où j'étais de faire l'analyse eudiométrique de l'hydrogène à cause des quantités très petites de gaz soumises à l'expérience, ce qui m'a obligé à suivre une voie détournée. J'ai cherché à garder malgré tout la plus grande exactitude, et je me bornerai à indiquer le résultat définitif: au lieu de 4,38 que donne M. Exner pour le coefficient de diffusion de l'hydrogène à travers une lame d'eau, j'ai obtenu par l'expérience le chiffre 3,88; la différence, quoique notable, serait encore plus forte avec le coefficient du caoutchouc (5,50), et cette différence tient probablement à ce que le gaz hydrogène, étant notablement plus diffusible que l'azote, acquerrait dans la plante une petite pression un peu plus forte; le vide y était moins complet, comme nous l'avons vu précédemment (p. 91).

Quoique moins rigoureuse, cette seconde vérification est

(1) *Loc. cit.*

donc aussi d'accord avec la précédente ; et les conditions très spéciales qu'elle a présentées apportent encore une preuve nouvelle de l'exactitude des résultats généraux obtenus auparavant.

7° Résultats généraux.

1. *Nature de la diffusion.* — Nous nous sommes surtout attachés jusqu'ici à déterminer la nature de la diffusion qui s'effectue à travers les parois des plantes aquatiques ; et nous sommes arrivé à reconnaître que cette diffusion est à très peu près la même que celle qui se produirait au travers d'une lame d'eau. Ce résultat est d'une grande importance et nous avons, pour le faire ressortir, négligé tout autre résultat ne concourant pas immédiatement à sa démonstration.

2. *Indifférence au milieu.* — Il est pourtant un de ces résultats qui présente un intérêt considérable et sur lequel je me permettrai d'insister maintenant : c'est l'indifférence au milieu que présente la plante lorsqu'il s'agit de diffusion (voy. p. 72 et suivantes). *Que la plante soit placée dans l'air ou qu'elle soit plongée dans l'eau, l'azote diffusé reste sensiblement constant ;* ses variations, quand elles existent, sont très faibles, et paraissent dues à une augmentation de la respiration ; et cette augmentation elle-même n'est que relative, car la *diffusion absolue* diminue un peu dans l'air, sans doute parce que l'épaisseur des parois est augmentée de la couche d'eau qui les mouille à l'extérieur. Tout démontre donc que les vitesses relatives de diffusion restent absolument les mêmes pour chaque gaz, que ce gaz soit libre ou qu'il soit dissous dans le milieu où la plante vient le puiser. J'ai pu vérifier la chose sur l'appareil à gélatine et il a montré de même une indifférence au milieu à peu près complète.

Ce fait n'avait pas encore été démontré en physique pure, et tout porte à croire qu'il est absolument général (1). Il est vrai

(1) Si la chose est susceptible d'être facilement appliquée, comme il le paraît, nous posséderons un précieux moyen de simplifier l'étude de la diffusion des

qu'on pourrait expliquer très simplement la constance de la diffusion, grâce à la découverte de M. Merget (voy. p. 40) : lorsque la plante est plongée dans l'eau, elle garde une couche d'air libre sous forme d'atmosphères superficielles. Il n'est pas surprenant qu'il y ait alors indifférence au milieu, puisque le milieu n'est changé qu'en apparence, la plante ayant emporté avec elle une portion de l'atmosphère extérieure. Il est même un fait, bien démontré par une série de recherches et d'expériences directes sur des plantes diverses, qui apporte à la démonstration une preuve décisive : c'est que *la respiration de ces végétaux se trouve sensiblement la même dans l'air que dans l'eau*; il y a, au point de vue des échanges chimiques, *la même indifférence au milieu* qu'au point de vue des échanges physiques (Ces recherches, ne rentrant pas dans le cadre de travaux purement physiques dont j'ai à parler, seront prochainement l'objet d'une publication spéciale). Un tel résultat montre l'importance d'une étude attentive des conditions de la vie dans les différents milieux pour la connaissance de la biologie générale tout entière.

8° Résumé.

Si nous jetons un coup d'œil sur l'ensemble de ces recherches, nous voyons que la méthode du vide interne nous a permis d'arriver à des notions précises sur la nature de la diffusion des gaz à travers les parois des plantes aquatiques : dès les premiers essais, nous avons reconnu que les gaz atmosphériques possèdent des vitesses très différentes pendant la traversée de ces parois, l'air dialysé étant toujours enrichi en oxygène et en gaz carbonique. La respiration venait troubler gravement cette diffusion, mais nous avons reconnu et

substances à travers les membranes; une seule et même membrane permettra d'étudier non seulement la diffusion des gaz, mais encore celle de toute substance en solution; c'est la réduction de tous les corps solubles à un même état, l'état liquide, et l'étude comparée générale d'une seule espèce de diffusion sous cet état commun.

prouvé que la proportion d'azote n'était pas sensiblement influencée par elle; ceci nous a porté à rechercher dans quelles circonstances une proportion d'azote semblable se trouverait dans l'air dialysé à travers des lames inertes; le calcul, et l'observation de la nature de la paroi, nous ont montré que cette diffusion était très analogue à celle qui se produirait à travers une lame d'eau. Des expériences spéciales sur un appareil physique nous ont démontré l'exactitude de ces prévisions, surtout lorsqu'une respiration spontanée de micro-organismes s'étant produite dans l'appareil physique, l'identité des résultats obtenus s'est trouvée complète avec ceux trouvés pour les plantes.

Pour terminer, nous avons montré que l'existence d'une faible pression dans les espaces capillaires de la plante soumise au vide interne devait agir dans le même sens que la respiration, mais, dans le cas des gaz de l'air, d'une manière beaucoup moins notable. Le contrôle des résultats obtenus a été donné par la diffusion de l'air à travers le caoutchouc (pour l'appareil physique) et par la diffusion de l'hydrogène à travers la plante (pour l'appareil physiologique).

Conclusions. — Les deux principaux résultats de cette étude sont les suivants :

1° *La diffusion des gaz de l'air à travers les parois continues des plantes submergées, jusque dans les lacunes, se produit sensiblement comme à travers une lame d'eau.*

2° *La rentrée par diffusion reste la même, que la plante soit dans l'air ou dans l'eau : l'indifférence au milieu est complète quand il s'agit de diffusion.*

CHAPITRE III

ÉTUDE DE L'ATMOSPHÈRE INTERNE DES PLANTES AQUATIQUES

Au lieu de ne considérer que la paroi et ses propriétés diffusantes, nous allons étudier maintenant la plante tout entière, en commençant tout d'abord par son *atmosphère interne*, dont il faut absolument que nous connaissions la nature et la pression. Nous savons bien en effet quelles sont les conditions à l'*extérieur* de la plante; les gaz y sont dissous dans la masse de l'eau qui l'entoure, ou bien libres dans les atmosphères superficielles et, dans tous les cas, normalement à la même pression que dans l'air libre (voy. chap. I); mais nous devons connaître les conditions qui existent aussi dans son *intérieur*, c'est-à-dire celles qu'apporte l'atmosphère limitée de gaz libres que la plante contient. Nous connaissons, en un mot, le milieu gazeux *externe* de la plante, et nous voulons étudier son milieu gazeux *interne* (1).

Cette *étude de l'atmosphère interne des plantes submergées* doit être faite, à la fois par des expériences et par des observations de phénomènes naturels; aussi comprend-elle ici deux sous-chapitres: dans le premier, j'étudie cette atmosphère surtout par des méthodes expérimentales, en y joignant quelques observations de phénomènes spontanés qui étaient indispensables; dans le second, je n'expose que des observations, en montrant seulement leur accord complet avec toutes les notions précédemment acquises.

I. — EXPÉRIENCES SUR LE MILIEU GAZEUX INTERNE.

L'atmosphère des plantes aquatiques doit, pour jouer efficacement son rôle de milieu gazeux interne, se renouveler

(1) Parmi les auteurs qui ont étudié l'atmosphère interne des végétaux nous citerons: Calvert et Ferrand, *Comptes rendus Acad. des sc.*, 1843, XVII, p. 955. — F. Schulze, *Lehrb. der chem. f. Landwirthe*, 1853, L. 58. — Boussingault,

quelque part; c'est avec l'eau aérée extérieure que s'opère ce renouvellement.

1° Analogies et différences avec une bulle.

L'atmosphère interne des plantes aquatiques submergées est une bulle ramifiée, entourée d'une paroi continue, perméable aux gaz mais rigide, c'est-à-dire limitant un volume sensiblement invariable.

A l'inverse donc de ce qui a lieu pour une bulle ordinaire, le volume ne pouvant varier, c'est la pression seule qui doit le faire, ce qui implique pour l'atmosphère interne des plantes une manière toute différente de se comporter dans les échanges gazeux avec l'eau ambiante. Cette atmosphère possède une pression propre, somme des pressions partielles des différents gaz qu'elle contient, et nous devons étudier non seulement dans quelle proportion chacun de ces gaz y entre, mais encore la pression totale du mélange.

1. *Pression des gaz libres dans la plante.* — Si la paroi ne venait par elle-même (respiration, assimilation chlorophyllienne) modifier sans cesse les échanges gazeux, il est certain que, grâce à sa perméabilité, l'atmosphère interne aurait bien vite la pression gazeuse qui règne à l'extérieur; il y a en tout cas tendance continuelle vers un équilibre parfait, et, si la plante est placée dans de l'air libre à 1 atmosphère, la pression intérieure sera bien voisine de 1 atmosphère, c'est-à-dire que *les pressions gazeuses seront à peu près égales de part et d'autre de la paroi.* Ceci paraît bien évident sans démonstration spéciale, car la diffusion continuera toujours tant qu'une différence de pression subsistera entre l'extérieur et l'intérieur. Mais la même chose aura-t-elle lieu si nous plaçons la plante dans de l'eau plus ou moins aérée? Dans ce cas particulier, nous savons qu'il règne à l'extérieur deux sortes de

loc. cit.; voy. aussi *Agronomie*, 1864, t. III, p. 266. — Peyrou, *Thèse de doctorat*. Paris, 1888.

pressions : la *pression totale* ou *pression barométrique*, mesurable directement, et la *pression spéciale des gaz dissous* (voy. chap. I). A laquelle de ces deux pressions va obéir l'atmosphère interne? A la seule qui lui soit communiquée réellement par la perméabilité des parois, c'est-à-dire à la *pression des gaz dissous*, car la rigidité des parois reçoit seule l'autre pression et ne la transmet pour ainsi dire pas à l'intérieur (nous avons vu en effet cette rigidité résister au vide interne) (1). Si donc l'eau contient des gaz dissous en trop faible quantité, la pression intérieure sera plus faible que la pression barométrique externe; si, au contraire, l'eau est sursaturée, la pression intérieure sera plus forte que cette pression barométrique externe; dans le premier cas, les parois recevront une poussée venant de l'extérieur, dans le deuxième une poussée venant de l'intérieur; mais, *dans tous les cas, l'atmosphère interne de la plante ne tendra à avoir que la pression gazeuse extérieure*. Un manomètre adapté directement à la plante donnerait à peu près la pression des gaz dissous (somme des pressions propres de chaque gaz dissous); tandis qu'un deuxième manomètre placé à côté, mais dans l'eau, donnerait la pression barométrique (somme des pressions données par l'atmosphère et par la colonne d'eau surmontant la plante).

Ces conséquences répondent à des faits absolument positifs : les variations négatives ou positives de la pression interne déterminent des phénomènes naturels d'une fréquence extrême et qui ont été bien souvent observés; ces phénomènes sont *l'injection des lacunes* et *le dégagement des bulles libres*; le premier correspond à un abaissement de la pression interne, le second à une élévation de cette même pression.

2. *Injection des lacunes*. — Je parlerai dans le deuxième chapitre de quelques conditions naturelles dans lesquelles se produit l'injection spontanée des lacunes. Expérimentalement, on peut aussi déterminer cette injection d'une manière

(1) Au contraire, une bulle ordinaire, dépourvue de parois, obéit aux deux sortes de pressions, car son volume varie sans cesse.

conforme à la théorie. Pour abaisser rapidement la pression des gaz dissous dans l'eau extérieure, on choisit un gaz très diffusible, le gaz carbonique, que l'on force à remplacer l'atmosphère ordinaire de la plante en plongeant celle-ci dans de l'eau de Seltz artificielle; quand on juge que l'atmosphère interne est uniquement composée de gaz carbonique, on ajoute une solution étendue de potasse qui sature subitement la solution carbonique et détruit toute pression gazeuse à l'extérieur de la plante; on voit alors celle-ci s'injecter très rapidement et très complètement.

En faisant l'opération sur une feuille assez mince (*Elodea*, *Vallisneria*, *Potamogeton*, etc.) pour être examinée en même temps au microscope, on voit les canalicules pleins de gaz, et d'apparence noirâtre, se remplir très vivement de liquide et devenir absolument translucides. Ici l'expérience prouve donc absolument nos prévisions; elle montre à la fois la résistance mécanique des parois et l'abaissement de la pression interne.

Lorsque au lieu d'une solution de potasse on essaye d'employer de l'eau bouillie, c'est-à-dire privée de gaz, pour annuler la pression externe, le résultat est en général beaucoup moins rapide et souvent très incomplet; il semble que le protoplasma vivant résiste au passage de l'eau et s'oppose à l'injection des lacunes aérifères; et que la potasse ne produit une injection facile qu'en détruisant cette résistance par la mort du protoplasma. C'est sans doute grâce à ce phénomène que j'ai pu faire le vide à l'intérieur des plantes sans les voir s'injecter. En tous cas, au moment de l'hiver, la résistance du protoplasma paraît s'amoindrir beaucoup et permettre alors la pénétration de l'eau dans les lacunes; je donne à ce sujet une expérience très concluante un peu plus loin (p. 106).

Dans le courant de l'année 1887, j'ai fait un grand nombre d'expériences dans le but de déterminer cette entrée de l'eau dans les lacunes à la place des gaz qu'elles contiennent normalement; j'ai essayé bien des procédés divers, mais je n'ai jamais pu arriver à l'injection complète sans faire souffrir ou même sans tuer la plante, comme l'indiquait la contraction

permanente du protoplasma, et le changement observé dans l'assimilation chlorophyllienne. Je considère comme inutile de parler ici de ces expériences, puisqu'elles ont donné des résultats en partie négatifs, et je tiens seulement à en tirer cette conclusion importante que, *sur la plante vivante, les lacunes aérifères présentent une grande résistance à l'injection par l'eau ambiante*, et que cette résistance paraît due à ce que les parois vivantes ne se laissent pas traverser facilement par l'eau, même sous l'influence de fortes différences de pression.

Toutefois la rentrée de l'eau pourrait se faire autrement que par diffusion générale à travers les parois; elle pourrait avoir lieu aussi par des *ouvertures* accidentelles donnant un accès direct à l'intérieur des lacunes.

C'est, en effet, ce qu'il est très facile de vérifier par l'expérience, en observant ce qui se passe sur les tiges récemment sectionnées et placées dans une eau incomplètement saturée; par exemple, sur un rameau de *Potamogeton lucens* qu'on a laissé quelque temps dans une solution carbonique et qu'on place ensuite dans de l'eau bouillie. On voit, même simplement à la loupe, l'eau pénétrer directement par la section des canaux et courir rapidement dans ceux-ci en remplaçant les gaz; mais il arrive presque toujours que l'injection ainsi déterminée s'arrête aux canaux les plus larges de la tige et des feuilles. Cet effet est dû sans doute à ce que des anastomoses fréquentes permettent la production d'index liquides dans les colonnes gazeuses, index qui empêchent dès lors toute rentrée ultérieure par leur résistance capillaire; car l'arbre gazeux interne est entrecoupé dans les régions les plus diverses de chapelets liquides arrêtant la circulation.

On voit encore ici l'injection être arrêtée, bien que ce soit par un autre mécanisme, et la plante conserver ses lacunes malgré l'abaissement de la pression interne dans celles-ci. Mais, si les expériences précédentes montrent que la rentrée de l'eau est rendue très difficile sur la plante vivante, elles n'en témoignent pas moins avec certitude que cette rentrée *tend* à se faire dans tous les cas où l'eau est incomplètement

saturée; et cette tendance prouve qu'il existe réellement un abaissement de la pression interne correspondant à la non-saturation gazeuse du milieu ambiant. Quant à la résistance à l'injection, c'est un fait d'un autre ordre qui se trouve en tout cas très favorable à la vie de la plante.

3. *Dégagement des bulles.* — Ce deuxième phénomène se produit sans difficulté lorsqu'on place la plante dans une solution sursaturée, de l'eau de Seltz, par exemple, et l'expérience se fait même avec une facilité extrême; un rameau d'*Elodea*, par exemple, plongé dans cette solution sursaturée de gaz carbonique, dégage avec abondance des bulles extrêmement nombreuses, non seulement par la section de la tige, mais encore par toutes sortes d'ouvertures éparses sur la tige et les feuilles; ceci indique un excès de pression tellement fort que les conduits capillaires de la plante ne peuvent plus suffire pour le courant gazeux qui les traverse (voy. p. 91). La même chose se produit lorsque l'eau est sursaturée d'air, quoique d'une manière moins tumultueuse, à cause de la diffusion beaucoup moins rapide; il suffit, pour l'observer avec facilité, d'élever un peu la température de l'eau où se trouve plongée la plante, ou bien de diminuer la pression totale. C'est ainsi qu'agissait M. Müller, comme nous l'avons vu dans l'historique, et c'est aussi de la même manière que nous avons expérimenté, comme on le verra plus loin.

Quant à la cause même du dégagement, la seule explication qu'on en puisse donner est celle qui se rapporte au principe exposé plus haut (p. 101) : la pression dans l'atmosphère interne tend à se trouver la même que dans le milieu externe; or celui-ci étant de l'eau sursaturée, contient les gaz sous une pression supérieure à la pression barométrique; la pression de l'atmosphère interne tend donc aussi à devenir supérieure à la pression barométrique supportée par la plante, et c'est pourquoi il se produit une poussée de l'intérieur vers l'extérieur. Si les parois pouvaient résister, l'équilibre aurait bientôt lieu; mais, le plus souvent, une déchirure existe par

où les gaz sortent à l'état de bulles libres; dès lors la pression ne peut jamais monter jusqu'à l'équilibre et il existe une différence constante entre les niveaux des forces élastiques. Il en résulte une rentrée constante par diffusion, une sortie constante par bulles et *la plante n'est plus que le déversoir des gaz dissous en excès, un multiplicateur des surfaces qui reçoit sans cesse les gaz de la solution et les transforme en gaz libres qu'elle rejette au dehors.*

4. *Action de la congélation.* — J'ai pu faire tout récemment (février 1889) une expérience qui donne successivement les conditions d'excès et de défaut de pression interne dont je viens de parler, et qui, à ce titre, est très démonstrative.

En soumettant un rameau d'*Elodea*, placé dans un tube de verre plein d'eau aérée, à la congélation dans un mélange réfrigérant, j'ai vu des bulles s'échapper en abondance de la section du pétiole, dès que la glace a commencé à paraître en quantité notable; le dégagement ne fit qu'augmenter ensuite jusqu'à la prise totale de l'eau en un bloc solide, et la sortie des bulles était assez abondante pour être tout à fait comparable à celle qu'on aurait pu obtenir en plaçant le tube dans de l'eau chaude, au lieu d'un mélange réfrigérant.

Le phénomène s'explique facilement lorsqu'on sait que les gaz sont beaucoup moins solubles dans la glace que dans l'eau : de sorte que celle-ci abandonne, en se congelant, presque tous ceux qu'elle tient en dissolution. Une portion du gaz est libérée à l'état de bulles, mais la plus grande partie va sursaturer l'eau restée liquide; c'est cette sursaturation qui provoque le dégagement observé avec la plante, tandis que les autres bulles dégagées restent incluses dans la glace et la rendent toute blanche.

Mais le phénomène devient tout à fait intéressant quand s'opère le dégel, car une action exactement inverse tend à se produire. Pour l'observer commodément, on détache avec la lame d'un couteau une feuille d'*Elodea*, que l'on porte rapidement sur une lame de verre refroidie, et de là sur le porte-

objet du microscope; en l'examinant alors à un faible grossissement, on voit qu'une injection complète est en train de s'accomplir pour toutes les lacunes, et que l'eau pénètre si rapidement dans celles-ci que les lignes noires représentant l'air fuient et disparaissent de tous côtés, sous les yeux mêmes de l'observateur; en très peu d'instant la feuille est tout entière translucide, l'injection est parfaite. Ce phénomène inverse est dû au retour subit de la glace, qui avait abandonné les gaz en se formant, à l'état d'eau liquide qui tend au contraire à les reprendre avec énergie : on voit, en effet, les petites bulles incluses dans la glace fondante diminuer rapidement de volume et disparaître dans le liquide résultant. La même chose a lieu pour la plante, avec cette différence que l'eau doit pénétrer à travers les parois pour arriver aux lacunes; mais cette pénétration est rendue très facile, sans doute grâce à la contraction extrême du protoplasma, très visible au microscope. J'ai répété plusieurs fois cette expérience avec un plein succès, non seulement sur l'*Elodea*, mais encore sur des racines possédant des lacunes analogues; sa réversibilité, dans un sens, réunit en une démonstration unique ce que nous avons dit précédemment.

Tout ce que nous venons de dire montre qu'il existe, par le simple fait des relations de l'atmosphère interne avec l'eau ambiante, des causes qui déterminent souvent des variations étendues de la pression interne; ces variations reconnaissent uniquement pour cause le milieu externe, du moins dans ce que nous avons vu jusqu'à présent; toutefois la plante peut aussi concourir à produire des variations analogues en remplaçant tel gaz à diffusion lente par tel autre à diffusion rapide, ou inversement. Nous verrons tout à l'heure, en étudiant la composition de l'atmosphère interne, comment se produisent et se combinent ces deux causes agissantes; mais je crois qu'il est nécessaire, pour aborder cette deuxième étude et pour la relier à la précédente, de dire auparavant quelque chose de plus détaillé sur le dégagement des bulles, considéré indépendamment des causes premières qui le déterminent;

car c'est sur ce dégagement que s'appuient nos expériences ultérieures.

2° *Du dégagement naturel des bulles par les plantes aquatiques.*

Lorsque, pour une cause quelconque, la pression de l'air contenu dans les lacunes devient assez forte, on voit souvent apparaître un jet continu de bulles en une région indéterminée de la plante. Ce phénomène constitue, à proprement parler, un deuxième mode d'échanges, à placer à la suite de la diffusion ; mais il est essentiellement accidentel, quoique très fréquent, et son étude ne nous arrêterait pas longtemps si elle ne nous permettait d'aborder celle de l'atmosphère interne.

On croyait autrefois que les plantes aquatiques ne pouvaient rejeter les gaz que par cette seule voie, et à ce titre ce mode d'échanges a été fréquemment étudié. Mais il est à remarquer que toutes les recherches devaient nécessairement être incomplètes, car nous savons qu'il est impossible d'aborder ce deuxième mode d'échanges sans connaître d'abord le premier, en partie au moins. De là les erreurs qui n'ont été reconnues que du jour où l'on a songé que les gaz pouvaient entrer dans la plante à travers l'épiderme et s'y amasser sous pression ; nous avons exposé dans l'historique la manière dont les observations amenèrent peu à peu à reconnaître ce fait important, ce qui permit d'exposer la théorie probable des échanges gazeux chez ces végétaux.

1. *Lieu de sortie.* — Le lieu de sortie des bulles est toujours une déchirure, une blessure accidentelle, comme l'a bien reconnu M. Van Tieghem (1866) (1). On le vérifie facilement, comme nous l'avons vu plus haut, en plaçant la plante soit au soleil dans de l'eau ordinaire, soit, ce qui est plus simple, dans de l'eau sursaturée de gaz carbonique ; on voit des bulles

(1) Voy. *Bull. Soc. bot.*, 1866, p. 415.

nombreuses sortir de la section de la tige comme du tube abducteur d'un appareil de chimie, d'autant plus serrées qu'elles sont plus fines, et parfois tellement petites qu'elles forment un fil continu qui ondule dans le liquide comme un fil de soie. Si la section de la tige est ancienne, il arrive souvent que les bulles sortent d'un autre point situé sur la tige, sur une feuille ou même sur une racine ; mais dans tous les cas ce lieu de sortie est une déchirure de l'épiderme, et généralement cette déchirure était préparée par une petite altération locale de celui-ci : on voit au microscope que les cellules y sont devenues jaunes ou brunes (fig. 5, *a*), et probablement l'ouverture était à peu près faite avant même que la sortie des bulles eût commencé.

Du reste, des blessures plus ou moins profondes sont extrêmement fréquentes chez ces plantes. M. Van Tieghem signale de petits vers, des mollusques qui viennent ronger bien souvent leurs tissus délicats ; j'ai répété ces observations et j'ai vu en outre de nombreuses larves aquatiques d'insectes faire la même chose ; j'ai assisté plusieurs fois au moment précis où, l'épiderme étant attaqué, un jet de bulles sortait vivement sous les mandibules de la larve, sans paraître du reste gêner celle-ci le moins du monde. Certaines larves mangent directement la plante ; d'autres, comme les phryganes que j'ai vues à l'œuvre, se bâtissent un nid à l'aide de fragments de feuilles et de tige ; d'autres enfin, les plus petites, se logent dans les tissus mêmes qu'elles viennent d'attaquer et y trouvent à la fois le vivre et le couvert ; parfois, chose curieuse, la larve reçoit dans son propre nid les bulles dégagées et vit ainsi dans une sorte de chambre pleine d'air libre à la manière de l'argyronète aquatique.

Il est bien rare qu'une plante aquatique n'héberge pas ainsi à ses dépens quelque hôte vorace qui, la blessant chaque jour, ouvre sans cesse une communication libre entre l'intérieur et l'extérieur : on trouve parfois une quantité énorme de très petits vers ressemblant à des filaires, qui attaquent de préférence les parties jeunes, le point végétatif, la base des

feuilles, les racines, rentrant et sortant sans cesse, surtout lorsqu'un brillant soleil semble exciter leur activité.

Enfin, un grand nombre de plantes aquatiques, mais surtout l'*Elodea*, sont attaquées par une maladie qui donne aux parties atteintes un aspect brun rougeâtre de rouille ; les tissus deviennent alors excessivement mous dans les parties atteintes, et ceci favorise la production spontanée d'ouvertures de dégagement ; mais il arrive aussi que la maladie, gagnant d'une place à l'autre, se répand sur la totalité de la plante, qu'elle détruit alors peu à peu.

A la suite de toutes ces causes d'ouvertures, essentiellement accidentelles, faut-il admettre la possibilité d'une déchirure directe, sous l'effort seul d'une pression interne très grande ? Je possède quelques observations qui sembleraient démontrer que la chose est possible, une déchirure se produisant là où l'épiderme est particulièrement délicat, à l'aisselle des feuilles de préférence. Mais le fait, s'il est réel, est très rare, et ne se produit que sous un excès de pression interne considérable. Il est donc à peu près inutile de nous en occuper.

Dans tous les cas où il y a déchirure, en observant pendant quelque temps le même sujet, on reconnaît toujours que la blessure finit par se cicatriser, le jet de bulles cesse de s'y produire et d'autres jets prennent naissance ailleurs.

2. *Résistance à la sortie des gaz sous forme de bulles.* — Il faut, pour que les gaz sortent sous forme de bulles, un excès de pression interne assez considérable. Les lois de la capillarité démontrent que cet excès doit être d'autant plus grand que les bulles tendent à sortir par une ouverture plus étroite, car c'est là que se trouve le lieu de résistance. C'est pour cela que les stomates, lorsqu'ils existent chez ces plantes, ne peuvent permettre la sortie des bulles, sauf dans le cas spécial des plantes aériennes plongées dans l'eau, car une couche gazeuse reste alors adhérente à la surface pendant quelque temps.

Cet excès de pression nécessaire à la sortie des bulles est

surtout indispensable pour déterminer le phénomène, pour déboucher en quelque sorte l'ouverture : il en résulte que, le plus ordinairement, les gaz ne s'échappent pas du tout sous cette forme, mais seulement par diffusion générale. C'est pourquoi les anciens auteurs, ne voyant les bulles se dégager que sous l'influence directe du soleil, et à une température moyenne assez élevée, croyaient à tort que l'assimilation chlorophyllienne n'existait pas pour ces plantes à la lumière diffuse et aux basses températures (1).

Nous verrons plus loin d'autres raisons qui portent à penser que ce mode de sortie n'a dans les échanges qu'une importance assez secondaire, tandis que la diffusion se continue sans cesse et est le seul procédé normal par lequel s'effectuent les échanges gazeux nécessaires à la plante.

3. *Autre sorte de bulles*. — Lorsque les conditions sont particulièrement favorables au dégagement des bulles provenant des lacunes, ce qui a lieu surtout lorsque l'eau est sursaturée par une élévation de température, il n'est pas rare de voir des bulles parfois très nombreuses se former un peu partout sur les feuilles, les tiges, les racines, et subsister longtemps avant de se détacher ; le départ de ces bulles n'a rien de régulier, de sorte qu'elles ne peuvent pas du tout être confondues avec les précédentes (la figure 4, p. 114, montre les deux sortes de bulles : les unes régulières en *t*, les autres irrégulières en *t'*). Du reste, elles se forment toujours sur une surface dépourvue de toute déchirure, et ne proviennent pas de l'intérieur ; une étude attentive démontre qu'elles tirent leur origine de ces *atmosphères superficielles* si minces dont nous avons parlé dans l'introduction, et qu'elles ne grossissent guère qu'aux dépens des gaz dissous dans l'eau ambiante. Il est bien intéressant de voir ces atmosphères superficielles exister sur des êtres vivants ; nous avons vu que c'est M. Mergat qui a découvert et généralisé leur présence normale et constante sur tous les corps inertes ou vivants plongés dans

(1) Cloëz et Gratiolet, *loc. cit.*

l'eau et jusque dans les tissus mêmes des animaux; il nous est malheureusement impossible de rapporter ici les expériences aussi simples qu'ingénieuses par lesquelles M. Merget est arrivé à donner cette démonstration, car cela nous entraînerait dans trop de détails (1). Mais il est facile de faire des observations directes pour le cas que nous avons à considérer.

Lorsque dans une eau bien claire, lentement renouvelée, on observe par un soleil très vif du mois d'août les plantes et les animaux qui y vivent, on les voit souvent recouverts de bulles nombreuses ressemblant à autant de perles brillantes qui miroitent aux rayons du soleil; j'en ai vu se former parfois jusque sur les yeux de poissons vivant dans un grand aquarium. Pour les plantes, l'apparition de ces bulles n'est pas régulière, ni la même chez toutes les espèces; chez quelques-unes, surtout chez certains *Potamogeton* à surface cireuse (par exemple le *Potamogeton crispus*), elles sont très abondantes; mais elles n'apparaissent bien nettement dans la plupart des cas que lorsque la plante vient d'être plongée dans une eau sursaturée, après un court séjour dans l'air libre. Elles semblent alors se produire surtout sur les régions périphériques, vers des pointes ou des aiguillons durs que possèdent souvent les feuilles de ces plantes.

Mais c'est chez les plantes qui ne possèdent pas de lacunes internes, comme les Algues, que ce dégagement spécial des bulles acquiert une importance réellement très grande, comme on le verra plus loin.

3° *Emploi du dégagement des deux sortes de bulles pour l'étude expérimentale de l'atmosphère interne.*

C'est au moyen du dégagement de bulles venant de l'intérieur de la plante que j'ai pu me procurer une portion de

(1) M. Merget se sert pour les êtres vivants de trois méthodes d'expérimentation, employées par M. Gernez pour prouver l'existence de la couche gazeuse adhérente sur les corps solides; ce sont : 1° l'échauffement; 2° l'évaporation dans le vide; 3° l'action des liqueurs sursaturées (voy. *loc. cit.*).

l'atmosphère interne sans faire subir aucune manipulation à la plante, ni même la toucher. Le gaz ainsi dégagé, s'il provient uniquement d'une eau sursaturée, est entré par diffusion à travers les parois de la plante, et la diffusion a été continue par suite de la différence constante de pression établie par le départ des bulles (p. 105). Toutefois deux causes viennent encore troubler cette diffusion, les deux mêmes qui s'étaient présentées dans notre première étude : la respiration, et le petit excès de pression nécessaire au dégagement des bulles (p. 85); la première agit en remplaçant une portion de l'oxygène par du gaz carbonique; la deuxième diminue un peu la différence des pressions qui détermine la diffusion, et par suite diminue aussi l'enrichissement relatif en oxygène du mélange qui passe. Si ces deux causes perturbatrices n'existaient pas, nous aurions, en admettant que la paroi fût vraiment assimilable à une lame d'eau, le cas d'une bulle plongée dans une solution sursaturée et la diffusion y serait maxima. Or il existe justement à côté de la plante, dans cette même solution, des bulles remplissant ces conditions : les atmosphères superficielles de la plante (ou celles des surfaces immergées du vase) sont dépourvues de parois propres, et dès lors reçoivent par diffusion directe, sans obstacle ni altération, les gaz qui sortent de l'eau ambiante. Nous pouvons donc dire que l'analyse du gaz dégagé par ces atmosphères superficielles nous donne la composition qu'aurait le gaz diffusé dans la plante, si la respiration et un petit excès de pression ne venaient la troubler; tandis que l'analyse du gaz dégagé par les ouvertures et venant de l'intérieur nous donne la composition réelle de ce gaz; par différence, on peut donc connaître l'action perturbatrice totale de la respiration et de l'excès intérieur de pression.

Tel est le principe de la méthode que j'ai suivie dans mes expériences. On voit qu'on évite ainsi les analyses et les calculs se rapportant aux pressions des gaz dans l'eau sursaturée, en donnant directement par l'expérience ce que devrait être l'atmosphère interne, et ce qu'elle est en réalité. Il est vrai que nous nous appuyons pour cela sur le résultat de nos pre-

mières expériences, en supposant que la paroi est réellement assimilable à une lame d'eau; mais nous verrons que rien ne viendra contredire cette donnée première, tout au contraire.

Dans les expériences que je vais rapporter, je n'ai employé en général que de faibles différences de pression. Pour déterminer la sursaturation de l'eau, j'ai fait usage tantôt d'une élévation de température, tantôt d'une diminution de pression, tantôt encore d'une sursaturation faite naturellement par une compression antérieure accompagnée de dissolution gazeuse.

A. PLANTE A L'OBSCURITÉ. — 1. *Composition de l'atmosphère interne, quand la plante est dans une eau sursaturée par élévation de température.* — L'eau ordinaire fournie par le service des eaux de la ville de Paris est normalement bien aérée, et c'est elle que j'ai employée pour expérimenter. Dans les premières expériences, je la chauffais au moyen de la vapeur d'eau circulant dans un tube; pour éviter de monter un appareil spécial, j'employais le réfrigérant de l'appareil à extraction des gaz de leurs solutions; la température du bain-marie de cet appareil, amenée au voisinage de 100 degrés par un réglage convenable des robinets du fourneau à gaz, maintenait dans le vide du ballon une forte ébullition; les vapeurs ainsi produites, se condensant sur les parois internes du tube traversant le réfrigérant, échauffaient peu à peu l'eau lentement renouvelée qui circulait tout autour. De cette manière l'eau ne se trouvait jamais en contact avec une paroi trop chaude et gardait la plus grande partie de ses gaz dissous, même à une température dépassant 35 degrés.

Elle était donc fortement sursaturée (probablement à près de 2 atmosphères); je l'amenais dans un cristalliseur de 3 ou 4 litres d'où elle débordait sans cesse en renouvelant la masse et l'agitant (fig. 4) (1).

Le 9 novembre, les choses étant ainsi disposées dans un

(1) C'est pour la clarté du dessin que cette figure représente un vase incomplètement rempli d'eau, et que le tube amenant cette eau n'est pas indiqué.

coin sombre du laboratoire, je plongeai dans l'eau sursaturée :

1° Un bouquet *p* d'*Elodea*, coiffé par sa base par un tube de verre *t* faisant office d'éprouvette à recueillir les gaz dégagés par les sections ;

2° Un entonnoir *e*, bien lavé, surmonté d'un semblable tube-éprouvette *t'*, et fixé au-dessus du reste des *Elodea*, de manière à recueillir les gaz dégagés par les atmosphères superficielles ;

3° Un deuxième entonnoir *ciré à l'intérieur*, surmonté d'un

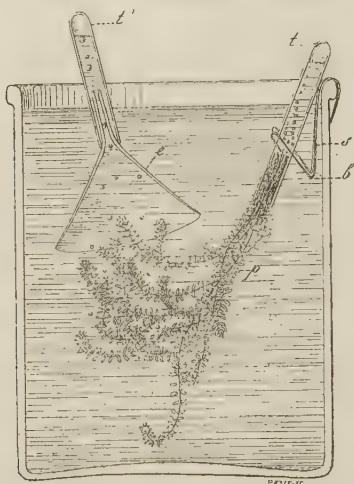


FIG. 4. — Dispositif permettant d'obtenir les deux sortes de bulles dégagées par une plante aquatique. — La plante *p* a toutes ses tiges réunies en un faisceau *b*, amenant dans un tube *t* les gaz venant de l'intérieur de la plante (*s*, support). — Les bulles formées à l'extérieur se dégagent dans un entonnoir *e*, et de là dans une éprouvette *t'*.

tube-éprouvette, et destiné à recueillir les bulles dégagées par les atmosphères superficielles se formant à son intérieur (non représenté sur la figure).

Dès le début de l'expérience, des bulles nombreuses se mirent à sortir de toutes les sections des tiges et à se rassembler dans le haut du tube correspondant ; en même temps le bouquet d'*Elodea* était emperlé d'une multitude de bulles superficielles qui se dégageaient irrégulièrement de temps à autre dans l'entonnoir jusqu'au haut du deuxième tube ;

quant aux parois cirées de l'autre entonnoir, elles étaient tapissées d'une nappe uniforme de bulles superficielles dont l'une ou l'autre se détachant aussi par instants était aussitôt recueillie dans le troisième tube.

Après avoir rejeté les premières portions, je commençai à recueillir les gaz; voici les résultats obtenus dans cette expérience :

1. Gaz sortis *de l'intérieur des plantes* par la section des tiges; de trois heures à six heures, il a été recueilli 5^{cc},5 de gaz, soit 1^{cc},8 à l'heure; composition centésimale :

CO ²	2,14
O.....	18,86
Az.....	79,40

2. Gaz dégagés librement *à la surface* des feuilles et des tiges; de quatre heures vingt-cinq minutes à cinq heures quarante minutes, il a été recueilli 41 centimètres cubes de gaz, soit 8^{cc},8 à l'heure :

CO ²	0,69
O.....	23,08
Az.....	76,23

3. Gaz dégagés librement à la surface interne de l'entonnoir ciré; de trois heures cinquante minutes à cinq heures cinquante minutes, il a été recueilli 2^{cc},5 de gaz, soit 1^{cc},25 à l'heure :

CO ²	0,30
O.....	23,59
Az.....	76,11

A six heures vingt minutes j'ai fait l'extraction des gaz de cette eau; la température y était alors de 33 degrés. Voici la composition de ce mélange :

CO ²	2,10	} ce qui correspondrait à un air ayant pour composition :	{	0,04
O.....	31,04			18,66
Az.....	66,87			81,30

Si nous examinons ces compositions centésimales, nous voyons que les atmosphères superficielles, celles de la plante comme celles de l'entonnoir, ont dégagé des mélanges plus riches en oxygène et en gaz carbonique que ne le serait un air en équilibre *indéfini* avec l'eau où ils se sont formés; ce dernier, en effet, n'aurait contenu que 18,66 pour 100 d'oxygène, tandis que les mélanges obtenus contiennent de 23 à 23,50 pour 100 de ce même gaz. Cet excès est dû à la vitesse de sortie de l'oxygène, vitesse qui est plus grande que pour l'azote. Théoriquement, l'atmosphère interne de la plante pouvait aussi être regardée comme une bulle plongée dans cette eau, et par suite aurait dû dégager un mélange contenant aussi 23 pour 100 d'oxygène; en réalité le mélange réellement dégagé ne contient que 18,86 pour 100 de ce gaz. La différence était prévue, comme nous l'avons dit plus haut : elle représente la somme des actions perturbatrices dues à la respiration et à l'excès de pression déterminant le dégagement des bulles. Mais nous pouvons affirmer que c'est la respiration qui a la plus large part dans ces troubles, car il s'est trouvé dans le gaz dégagé une proportion considérable de gaz carbonique, tellement forte même qu'une diffusion de sens contraire a dû se produire et déterminer une augmentation de la proportion relative d'azote.

Ici donc la théorie a pu prévoir à l'avance les résultats de l'expérience, et ceci confirme les données de notre raisonnement, données qui ont été obtenues d'une part dans l'introduction physique, d'autre part, dans notre étude de la diffusion. Toutefois la respiration était encore si intense dans mes expériences, que je devais chercher une autre méthode. Seulement, avant de quitter celle-ci, je tiens à faire les remarques suivantes :

1° La proportion relative d'oxygène contenue dans les bulles dégagées de l'intérieur de la plante est très voisine de celle qui existerait dans l'air en équilibre indéfini avec l'eau extérieure; c'est-à-dire que, même dans ce cas où il existait une forte respiration, la diffusion est assez rapide pour que

l'atmosphère interne possède une composition voisine de celle de l'air libre.

2° Les atmosphères superficielles de la plante et celles de l'entonnoir ont dégagé des mélanges gazeux très semblables comme composition; ceci démontre que *les gaz qui apparaissent à la surface des plantes submergées proviennent seulement de l'eau extérieure, et non pas de l'intérieur de la plante*, du moins en très grande partie. Cette remarque est importante; elle montre en particulier combien ceux qui se borneraient à faire l'analyse des gaz dégagés, dans certaines conditions particulières, par une plante aquatique, pourraient être induits en erreur; les atmosphères superficielles ont en effet dégagé beaucoup plus de gaz que les lacunes, et cet air contient une proportion notablement plus forte d'oxygène que l'air ordinaire; de sorte qu'on pourrait croire à un phénomène d'assimilation chlorophyllienne qui se continuerait indéfiniment à l'obscurité. En réalité on aurait simplement devant soi un phénomène purement physique. Mais je crois que c'est une cause d'erreur qu'il ne faudra pas perdre de vue quand on voudra étudier avec soin l'assimilation chlorophyllienne des plantes aquatiques.

2. *Sursaturation naturelle.* — A la suite des expériences précédentes, je reconnus que l'eau formée par les conduites d'eau du laboratoire se trouvait naturellement sursaturée.

Les plantes que j'y laissais séjourner dégageaient sans cesse des bulles, même à l'obscurité complète. Dans ces conditions, il était bien plus facile d'expérimenter que précédemment. L'eau fut amenée dans un cristalliseur en verre de 10 ou 12 litres de capacité, et s'écoulait nuit et jour à raison de 1 litre par minute en produisant un courant violent dans toute la masse liquide qu'elle renouvelait sans cesse. Aux bords du cristalliseur des liens de fil de fer coudés (fig. 5, s) soutenaient de nombreux tubes de verre renversés, destinés à recueillir les gaz dégagés dans chacun par un lot pesé de plantes.

En outre un entonnoir ciré fut placé dans l'eau comme

dans l'expérience précédente. La température restait à très peu près constante et égale à 12 degrés le jour comme la nuit. Les plantes se trouvaient ainsi placées dans des conditions non seulement naturelles, mais très favorables et purent s'accroître notablement pendant les séries d'expériences. Pendant plus d'une semaine, le courant d'eau fut maintenu nuit et jour, et un dégagement régulier et continu de bulles se produisit dans tous les tubes, sans aucune interruption. Les volumes dégagés étaient mesurés pour la plupart des lots, ce qui permit d'apprécier la diffusion absolue relativement au poids (voy. p. 123).

Voici les résultats de quelques-unes des analyses :

20 novembre. — Gaz dégagés librement à la surface interne d'un entonnoir ciré :

CO ²	1,47
O.....	19,24
Az.....	79,29

20 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur d'un rameau de *Ceratophyllum*, pesant 23^{gr},3 (obscurité) :

CO ²	0,69
O.....	18,41
Az.....	80,89

21 novembre. — Gaz dégagés librement à la surface interne de l'entonnoir ciré; de trois heures trente minutes (le 20 novembre) à deux heures (le 21 novembre), il a été recueilli 4^{cc},40 :

CO ²	0,64
O.....	19,59
Az.....	79,77

21 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur du rameau de *Ceratophyllum*, pesant 23^{gr},3; de trois heures trente minutes (le 20 novembre) à trois heures dix minutes (le 21 novembre), il a été recueilli 7^{cc},85 (soit 1^{cc},57 à l'heure et par 100 grammes de plante) :

CO ²	0,46
O.....	19,08
Az.....	80,47

21 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur d'un rameau de *Ceratophyllum*, pesant 27^{gr},7; de trois heures trente minutes (le 20 novembre) à trois heures quinze minutes (le 21 novembre), il a été recueilli 10 centimètres cubes (soit 1^{cc},40 à l'heure et par 100 grammes) :

CO ²	0,47
O.....	19,45
Az.....	80,08

24 novembre. — Gaz sortis de l'intérieur du rameau de *Ceratophyllum*, pesant 27^{gr},7 :

CO ²	0,85
O.....	19,11
Az.....	80,04

La première chose qui frappe en considérant ces diverses compositions gazeuses, c'est la grande ressemblance qu'elles ont entre elles : *le gaz dégagé par les atmosphères superficielles ne diffère pas sensiblement de celui dégagé par l'intérieur des plantes*; les différences tiennent probablement à des variations individuelles. Or il est à remarquer que, dans ces circonstances, le dégagement était très lent, il fallait souvent plus de deux heures pour recueillir la quantité de gaz nécessaire à l'analyse.

Il semblerait donc que, à mesure qu'on fait agir *de moins fortes différences de pression* et que la température est moins élevée, la composition de l'atmosphère interne se rapproche davantage de celle des bulles en libre équilibre avec l'eau ambiante. C'est-à-dire que de moins en moins la respiration et l'excès de pression interne viennent troubler la diffusion, comme l'indiquait en effet la théorie. Mais il n'y a pas dans ce résultat une simple confirmation de nos prévisions; il y a

encore ce fait important que, dans les conditions particulièrement favorables, il est vrai, où nous avons expérimenté, *la respiration se trouve très largement compensée par la diffusion*; si largement même qu'il est impossible d'apprécier le trouble qu'elle apporte dans l'équilibre entre l'atmosphère interne et les gaz de l'eau ambiante. Ceci montre avec certitude qu'il existe un rapport spécial entre l'épaisseur et les propriétés diffusantes de la paroi à travers laquelle s'établit l'équilibre et l'intensité respiratoire de la plante. Et comme cet équilibre est d'autant plus voisin d'être atteint que l'on introduit de plus faibles différences de pression, c'est-à-dire que l'eau est moins sursaturée, nous pouvons dire qu'à la limite : *dans les conditions ordinaires et à l'obscurité les pressions gazeuses sont à peu près les mêmes de chaque côté de la paroi des plantes submergées* (1).

On peut exprimer la chose d'une manière plus frappante en disant que :

1° *L'atmosphère interne des plantes submergées est de l'air presque pur, ayant à peu près la composition de l'air libre, si l'eau est normalement aérée.*

2° *Cette ressemblance de composition tient à ce que la respiration est très largement compensée par les échanges diffusifs qui ont lieu avec les gaz dissous dans l'eau extérieure.*

Ces conclusions sont extrêmement importantes, car elles nous éclairent beaucoup sur les conditions réelles dans lesquelles se produisent les échanges gazeux respiratoires chez ces plantes. Nous avons le droit de les formuler pour les plantes placées dans les conditions naturelles, en dehors de toute expérience, car les conditions expérimentales précédentes sont très voisines de ce qui se présente normalement dans la nature

(1) Il serait absolument faux de dire que les *compositions gazeuses* sont égales de part et d'autre de la paroi; elles sont au contraire aussi différentes que celles d'une bulle avec l'eau qui l'entoure, que celles d'une masse d'eau aérée et de l'air qui la surmonte; ce sont les *pressions gazeuses seules*, telles que nous les avons définies (p. 53), qui sont à peu près égales de part et d'autre de la paroi.

et même se trouvent fréquemment réalisées. Elles sont, il est vrai, en contradiction avec les résultats obtenus par divers auteurs qui ont étudié l'atmosphère interne des plantes *terrestres*. M. Peyrou en particulier, dans un travail récent (1), indique au maximum une proportion de 17 pour 100 d'oxygène et cette proportion descend parfois à 1 pour 100. Mais il faut attribuer cette forte divergence d'un côté à la nature spéciale des plantes étudiées, de l'autre au mode expérimental suivi par l'auteur; dans l'extraction des gaz internes par le vide et la chaleur, il se produit une respiration intense comme nous l'avons déjà vu (p. 72), et comme l'indiquent aussi les fortes proportions de gaz carbonique trouvées dans le mélange par l'auteur lui-même. J'ai du reste repris ces expériences dans des conditions de rapidité beaucoup plus grandes, comme on le verra plus loin, et j'ai observé de moins fortes divergences que M. Peyrou.

Les conditions des expériences présentes sont au contraire absolument naturelles, la respiration est la même que ce qu'elle est en temps ordinaire, et notre méthode nous permet de faire *indéfiniment* des prises successives *sur la même plante* sans jamais lui faire subir aucune manipulation préjudiciable. Pour ces diverses raisons, nos résultats sont certainement plus rapprochés de la vérité que les précédents (2).

J'ai fait aussi plusieurs autres expériences dans lesquelles la sursaturation de l'eau était produite d'autres manières; je crois inutile de les rapporter, car elles ne font que confirmer encore les mêmes résultats.

(1) *Thèse de doctorat ès sciences*. Paris, 1888.

(2) Il est une objection qui pourrait être faite à la méthode que j'ai employée : c'est qu'en recueillant les gaz dégagés par les sections des tiges dans des tubes formant éprouvettes, ces gaz peuvent modifier leur composition gazeuse réelle et se mettre en équilibre avec l'eau à travers laquelle ils passent; mais j'ai pu éviter cet inconvénient en rassemblant les bases des tiges en un faisceau qui se trouvait serré dans le tube, de manière à empêcher le renouvellement de l'eau comme par un bouchon *b*, et en ne procédant à l'analyse qu'après avoir recueilli en gaz au moins un tiers du tube; dans ce but j'employais des tubes de très faible capacité (voy. fig. 4).

B. PLANTE A LA LUMIÈRE. — Nous venons de voir qu'à l'obscurité les échanges gazeux normaux de la plante sont largement satisfaits par la diffusion telle qu'elle s'opère à travers les parois limitant les lacunes d'avec l'eau ambiante. Lorsque la plante est placée à la lumière dans une eau contenant du gaz carbonique en bonne proportion, de nouveaux échanges gazeux, beaucoup plus énergiques, apparaissent de la part de la plante; il est intéressant de voir si là encore la diffusion peut y suffire à elle seule. Pour faire cette étude, il était nécessaire de pouvoir séparer l'effet de la lumière de tout autre effet; c'est pourquoi j'ai fait simultanément deux séries d'expériences, les unes à la lumière, les autres à l'obscurité; comme il fallait employer de l'eau sursaturée pour ces dernières, j'ai employé la même eau sursaturée pour toutes les deux, afin d'avoir des conditions absolument comparables.

1. *De l'atmosphère interne quand la plante est exposée à la lumière dans une eau sursaturée par élévation de la température.* Les expériences entreprises avaient primitivement pour but de reconnaître la *différence de pression gazeuse constante* amenée de part et d'autre de la paroi par un éclaircissement déterminé.

Le 16 novembre, deux grands cristallisoirs de 12 litres, en verre, sont placés l'un à la lumière, l'autre à l'obscurité, et reçoivent sans cesse un mince filet d'eau ordinaire; en même temps, un tube en T amène dans chaque cristallisoir un courant de vapeur d'eau qui chauffe l'eau et la maintient à une température de 25 à 30 degrés. Des lots pesés de plantes diverses y sont placés, et les tiges, récemment sectionnées, sont introduites sous des tubes formant éprouvettes.

Tout d'abord la vapeur fait apparaître des bulles très fines, très nombreuses dans toute la masse de l'eau; puis, sur les parois des vases et sur les plantes, naissent aussi des bulles en quantité considérable, tandis que la section de chaque tige dégage d'autres bulles dans le tube correspondant. Le dégagement a commencé à dix heures trente minutes; à midi, tout

ce qui était passé dans les tubes est rejeté, et ce n'est que ce qui passe ensuite qui est recueilli.

Journée sans lumière vive; nuages; soleil très faible le soir.

L'obscurité est à peu près complète dans l'autre cristallisateur, grâce à un manchon et à un couvercle de papier noir épais.

De midi à quatre heures et demie (coucher du soleil) les volumes suivants ont été dégagés (température variant de 26 à 28 degrés dans chaque cristallisateur) :

LUMIÈRE

Sujets	Poids	Volumes dégagés	Ce qui fait par 100 grammes de plantes et par heure	Moyenne
<i>Elodea</i>	5 grammes	2 ^{cc} ,93	13 ^{cc} ,16	13 ^{cc} ,06
<i>Elodea</i>	5 ^{gr} ,15	3 ^{cc} , »	12 ^{cc} ,96	
<i>Stratiotes</i>	9 ^{gr} , »	2 ^{cc} , »	4 ^{cc} ,03	4 ^{cc} ,03
<i>Ceratophyllum</i> ..	5 ^{gr} ,85	1 ^{cc} ,15	4 ^{cc} ,38	4 ^{cc} ,31
<i>Ceratophyllum</i> ..	10 ^{gr} ,85	2 ^{cc} ,07	4 ^{cc} ,24	
<i>Ceratophyllum</i> ..	23 ^{gr} ,30	2 ^{cc} ,50	2 ^{cc} ,40	2 ^{cc} ,40

OBSCURITÉ

Sujets	Poids	Volumes dégagés	Ce qui fait par 100 grammes de plantes et par heure	Moyenne
<i>Elodea</i>	5 ^{gr} ,08	0 ^{cc} ,71	3 ^{cc} ,11	2,79
<i>Elodea</i>	4 ^{gr} ,95	0 ^{cc} ,55	2 ^{cc} ,47	
(α) <i>Stratiotes</i>	11 ^{gr} ,75	1 ^{cc} ,18	2 ^{cc} ,22	2,53
(β) <i>Stratiotes</i>	11 ^{gr} ,75	1 ^{cc} ,45	2 ^{cc} ,78	
<i>Ceratophyllum</i> ..	11 ^{gr} ,95	1 ^{cc} , »	2 ^{cc} ,42	1,91
<i>Ceratophyllum</i> ..	27 ^{gr} ,70	1 ^{cc} ,75	1 ^{cc} ,40	

L'inspection de la dernière colonne montre immédiatement que la lumière, quoique très faible, a eu une influence importante sur le dégagement; celui-ci est à peu près quadruplé pour les lots d'*Elodea*; il n'est que doublé pour le *Ceratophyllum* et le *Stratiotes*, ce qui montre que pour la même influence les plantes se comportent différemment selon leur nature. Il est même possible de reconnaître des différences

individuelles dans la même espèce, et ces différences sont très fortes dans les *Ceratophyllum*; mais j'ai reconnu qu'elles étaient dues essentiellement à la lenteur de la circulation des gaz (voy. p. 91), plus grande dans les longues tiges (lot de 27^{gr}, 70) que dans les courtes; lorsque en effet le courant est moins rapide, il tend à devenir le même partout, comme le montrent les volumes recueillis le 17 novembre, au moyen de l'eau ordinaire non chauffée, mais naturellement sursaturée :

Ceratophyllum à l'obscurité dans l'eau sursaturée, température 12 degrés; volumes dégagés (de onze heures trente minutes à une heure quarante-cinq minutes):

Lot de 11 ^{gr} , 85....	0 ^{cc} , 5	soit par 100 grammes et à l'heure	1 ^{cc} , 3
Lot de 23 ^{gr} , 30....	1 ^{cc} , »	— —	1 ^{cc} , 3
Lot de 27 ^{gr} , 70....	1 ^{cc} , 20	— —	1 ^{cc} , 3

J'ai comparé les volumes dégagés par des *poids* égaux :

Il eût sans doute été préférable de comparer les volumes dégagés par des *surfaces égales*; mais ici l'appréciation des surfaces est difficile, à cause de la forme ramifiée des plantes; j'ai pourtant réussi à les mesurer dans certains cas, et j'ai reconnu que la surface d'un même poids de plante varie notablement même chez une seule espèce; il y aurait donc des recherches complémentaires à faire dans ce sens.

Quant à l'explication qu'il faut donner de cet accroissement si notable des volumes dégagés, elle est très facile. Nous savons en effet que lorsque les pressions propres de chaque gaz sont différentes de part et d'autre de la paroi, il se produit des entrées et des sorties qui tendent à rétablir l'équilibre. Si les rentrées surpassent les sorties, la pression interne augmente. C'est ce qui se produit justement dans le cas de l'assimilation chlorophyllienne : le gaz carbonique rentre beaucoup plus facilement que ne sort l'oxygène qui en résulte après dislocation de la molécule CO²; aussi la pression interne tend-elle toujours à augmenter dans ce cas, et cela d'autant plus que l'assimilation est plus énergique. Elle n'a pu le faire dans nos expériences, à cause des ouvertures qui permettaient

un libre dégagement, mais alors c'est le volume dégagé qui a considérablement augmenté, comme nous l'avons vu.

Nous analyserons tout à l'heure en détail les pressions qui ont déterminé ce dégagement, et nous montrerons que l'augmentation observée s'est partagée entre les trois gaz, à peu près dans une égale proportion, à cause du balayage interne qui se produisait; mais auparavant il nous faut connaître la composition des gaz ainsi dégagés.

2. *Influence de l'éclairement sur la composition des gaz dégagés.* — Nous venons de voir que la lumière a augmenté considérablement le volume total des gaz dégagés; mais nous savons que cet accroissement ne peut être dû qu'à un excès de diffusion rentrante; c'est ce que prouvent les analyses suivantes :

Lumière. — 5 grammes d'*Elodea* dans eau à 26 degrés, soleil très faible :

	Midi à 2 ^h 40 ^m	2 ^h 40 ^m à 3 ^h 30 ^m
CO ²	0,92	2,19
O.....	24,83	25,51
Az.....	74,25	72,30

Obscurité. — 5 grammes *Elodea* dans eau à 27 degrés (midi à quatre heures) :

CO ²	1,19
O.....	16,50
Az.....	82,30

Lumière. — 10^{gr},80, *Ceratophyllum* (midi à quatre heures) :

CO ²	1,83
O.....	26,14
Az.....	72,03

Obscurité. — 11^{gr},85, *Ceratophyllum* (midi à quatre heures trente minutes) :

CO ²	1,37
O.....	16,20
Az.....	82,43

Il est curieux de voir que le gaz carbonique reste à peu près en égale proportion à la lumière ou à l'obscurité ; cela tient sans aucun doute à la diffusion extrêmement rapide de ce gaz, diffusion qui empêche l'assimilation de causer une diminution sensible de sa proportion à la lumière. Il n'en est pas de même de l'oxygène qui, comme on le voit, est très différent à la lumière et à l'obscurité : la différence est de 9 à 10 pour 100. Il en résulte que, à la lumière, l'oxygène contenu dans la plante doit équilibrer l'oxygène extérieur et peut-être même se diffuser au dehors. Mais par contre la pression propre de l'azote dans la plante se trouve abaissée, de 10 pour 100 environ, ce qui doit nécessiter une rentrée constante et considérable de ce gaz. Seulement il est impossible d'avoir une idée des pressions déterminant les entrées, et par suite de celles-ci, sans déterminer les valeurs absolues des pressions de part et d'autre de la paroi épidermique ; cette détermination a pu être faite d'une manière assez approchée, comme on va le voir dans ce qui suit.

3. *Calcul des forces élastiques absolues.* — 1° *Dans l'eau.* — Des prises d'eau faites dans chaque cristallisoir ont permis de connaître à peu près les forces élastiques des gaz dissous dans l'eau baignant les plantes ; ce n'est qu'approximativement que l'analyse a pu donner les forces élastiques *absolues* à cause de la difficulté que l'on éprouve avec l'eau ordinaire à faire une extraction complète des gaz dissous (voy. p. 43).

A trois heures quarante minutes, 54 centimètres cubes d'eau prise à la lumière donnent successivement :

	1 ^{cc} ,25 de gaz	1 ^{cc}	Puis 0 ^{cc} ,40 d'un mélange non analysé.
CO ²	18,71	13,»	
O.....	28,20	2,3	»
Az.....	53,10	3,7	»

ce qui correspond, tous calculs faits, à environ 41^{cc},5 par litre d'un mélange gazeux comprenant :

CO ²	21,5
O.....	7,»
Az.....	13,»

En divisant ces quantités absolues par litre, par chaque coefficient de solubilité à 26 degrés, on a les forces élastiques de chaque gaz, la pression extérieure étant supposée égale à 1000 :

CO ²	21,5	: 0,83	=	26
O.....	7,»	: 0,027	=	259
Az.....	13,»	: 0,013	=	1000
				1285

Mais on exprime plutôt les pressions en prenant la pression extérieure égale à 100. En regard de ces pressions absolues nous plaçons les pressions relatives correspondantes :

	Pressions absolues	Pressions relatives
CO ²	2,6	2,»
O.....	25,9	20,2
Az.....	100,»	77,8
	128,5	100,0

Une autre prise d'eau fut faite à quatre heures quarante minutes, dans le cristalliseur placé à l'obscurité (température 27 degrés) ; 69 décimètres cubes donnent :

	1 ^{cc} ,65 de gaz	1 ^{cc} ,20
CO ²	23,66	91,»
O.....	22,73	2,»
Az.....	53,61	7,»

Ce qui correspond, tous calculs faits, à environ 39^{cc},5 par litre d'un mélange gazeux comprenant :

CO ²	21,1
O.....	5,7
Az.....	12,7

Un calcul identique au précédent donne ensuite :

	Pressions absolues	Pressions relatives
CO ²	2,5	2,1
O.....	21,1	17,3
Az.....	98,5	80,6
	121,1	100,0

Il est intéressant de comparer les pressions absolues dans l'eau à la lumière et dans l'eau à l'obscurité :

	Lumière	Obscurité
CO ²	2,6	2,5
O.....	25,9	21,1
Az.....	100,»	98,5
	128,5	122,1

Malgré les difficultés d'extraction, on voit qu'il existe certaines concordances remarquables entre ces deux solutions ; ainsi la pression propre du gaz carbonique est à peu près la même dans les deux eaux ; tandis que l'oxygène a acquis, grâce aux plantes, une pression plus forte dans l'eau à la lumière, et l'azote une pression moins forte. Toutefois les différences sont telles que l'eau à la lumière est en somme plus sursaturée $\left(\frac{128,5}{100}\right)$ que l'eau à l'obscurité $\left(\frac{122,1}{100}\right)$.

2° *Forces élastiques absolues dans la plante.* — Au même moment les pressions absolues dans l'atmosphère des lacunes sont (en supposant nul le petit excès de pression nécessaire à la sortie des gaz, ce qui n'est qu'approximatif) :

	Lumière	Obscurité
CO ²	1 à 2,2	1,2 à 1,4
O.....	25 à 26,0	16,0 à 16,5
Az.....	72 à 74,0	82,3 à 82,4
	100	100

Les différences absolues des pressions propres sont donc, de part et d'autre de la paroi, à peu près de :

	Lumière	Obscurité
CO ²	+ 1,6 à + 0,4	+ 1,3 à + 1,2
O.....	»	+ 5,1 à + 4,6
Az.....	+ 28,0 à + 26,0	+ 16,2 à + 16,1
	+ 28,5	+ 22,1

Ces différences sont toutes positives, mais plus fortes à la lumière pour l'azote. Il doit en résulter une diffusion plus considérable de ce gaz à la lumière, et c'est en effet ce qu'on a observé. La plante produisant en même temps une quantité d'oxygène assez grande pour empêcher toute diffusion rentrante de l'oxygène extérieur, la quantité absolue de chaque gaz rejetée a dû augmenter; il est facile de s'en assurer.

Pour l'*Elodea* nous avons vu (p. 123) que 100 grammes de plantes dégagent en moyenne à l'obscurité 2^{cc},79 de gaz; au lieu qu'à la lumière il s'en dégage en moyenne 13^{cc},06. En multipliant ces nombres par chaque chiffre des compositions centésimales et divisant par 100, nous aurons les volumes absolus dégagés à l'heure et par 100 grammes :

	Obscurité
CO ²	$1,19 \times \frac{2,79}{100} = 0^{\text{cc}},03$
O.....	$16,50 \times \frac{2,79}{100} = 0^{\text{cc}},46$
Az.....	$82,50 \times \frac{2,79}{100} = 2^{\text{cc}},30$
	2 ^{cc} ,79

	Lumière	
CO ²	$0,92 \times \frac{13,06}{100} = 0^{\text{cc}},12$	$2,19 \times \frac{13,06}{100} = 0^{\text{cc}},28$
O.....	$24,83 \times \frac{13,06}{100} = 3^{\text{cc}},24$	$25,51 \times \frac{13,06}{100} = 3^{\text{cc}},33$
Az.....	$74,25 \times \frac{13,06}{100} = 9^{\text{cc}},70$	$72,30 \times \frac{13,06}{100} = 9^{\text{cc}},44$
	13 ^{cc} ,06	13 ^{cc} ,05

Ainsi on voit donc, et c'est là le résultat le plus positif de cette série de calculs, que *la quantité absolue de tous les gaz augmente d'une manière considérable par l'action de la lumière*. La moyenne pour les *Elodea* observés est dans les conditions expérimentales précédentes :

	Obscurité	Lumière	Rapport $\left(\frac{l}{o}\right)$
CO ²	0,03	0,20	6,7
O.....	0,46	3,28	7,1
Az.....	2,30	9,57	4,2

On trouverait des résultats très analogues pour les autres plantes que nous avons étudiées plus haut, mais avec une moins grande différence entre les volumes absolus dégagés.

Il est utile de remarquer ici que l'oxygène rejeté à la lumière provient tout entier de l'extérieur, où il se trouvait à l'état de gaz carbonique ; ceci montre que ce dernier gaz se diffuse avec une rapidité extrême, conformément aux résultats que nous avons obtenus dans l'étude de la diffusion. Quant aux conclusions à tirer de cette étude comparée des atmosphères internes à la lumière et à l'obscurité, elles peuvent se réduire à deux :

1° *La lumière, en transformant dans la plante le gaz carbonique très diffusible en oxygène peu diffusible, tend à augmenter la pression intérieure ;*

2° *Si une ouverture existe, permettant le dégagement de bulles libres, l'oxygène produit balaye sans cesse l'azote et le gaz carbonique des lacunes, ce qui détermine une rentrée constante et rapide des gaz de même espèce dissous dans l'eau extérieure.*

Il résulte de ce dernier fait que jamais la plante ne dégagera de l'oxygène pur dans l'eau ordinaire. C'est là l'explication exacte de cette curieuse circulation de l'azote que nous avons signalée dans l'historique, et dont M. Van Tieghem a donné la théorie réelle en 1869 (1).

Le résultat essentiel de ces échanges, c'est que la plante tend toujours à se mettre en équilibre avec le milieu externe; c'est-à-dire qu'ici même, *dans le cas de l'assimilation comme dans le cas de la respiration, l'atmosphère interne tend toujours à avoir la même composition que l'air libre qui serait en équilibre avec l'eau baignant la plante.*

4. *Variations absolues de la pression gazeuse.* — D'autre part, si nous comparons les variations de pression, mises en jeu par l'assimilation, avec celles produites par la respiration seule (p. 120), nous voyons que les premières surpassent de beaucoup les secondes, même lorsque la respiration est très exaltée par une température élevée (p. 117). On aurait pu le dire à l'avance; mais il en résulte que *les propriétés diffuses de la paroi*, si éminemment développées par la simplicité de sa structure et de sa constitution, *sont plus nécessaires pendant l'assimilation chlorophyllienne que pendant la respiration.* Un épiderme moins délicat suffirait certainement pour la rentrée du peu d'oxygène que demande la respiration; mais il se trouve bien approprié à la sortie de l'oxygène résultant de l'assimilation chlorophyllienne.

4° *Extraction directe et totale des atmosphères internes par le vide.*

Pour apprécier la composition gazeuse de l'atmosphère interne, dans les conditions naturelles de la végétation, nous nous sommes servis d'un léger excès de pression interne qui nous a donné une portion de cette atmosphère sous forme de bulles libres; ce n'est pas ainsi qu'ont agi la plupart de ceux

(1) Voy. *Compt. rend. Acad. Sc.*, 1869, p. 531.

qui ont voulu aborder le même problème; ils ont eu recours à l'extraction directe et totale de tous les gaz internes au moyen du vide (1). J'ai essayé de la même méthode, mais j'ai dû reconnaître bientôt que, malgré tous les soins pris et la rapidité extrême que j'ai pu atteindre par une méthode spéciale que j'ai imaginée, des causes d'erreur très graves rendaient à peu près illusoires tous les résultats obtenus : le procédé est vicieux en lui-même et il faut l'abandonner toutes les fois qu'il sera possible.

Je ne puis qu'énumérer ici quelques-unes des causes d'erreur qui sont attachées à ce mode d'extraction. Mais d'abord je dois dire qu'il est absolument nécessaire de tenir compte dans le mélange gazeux obtenu de ce qui se trouvait à l'état dissous, et non pas seulement de ce qui était libre dans les lacunes. J'ai reconnu, en effet, que chez beaucoup de plantes le volume v des lacunes n'est que le vingtième ou le quarantième du volume V total; et, dès lors, il se trouve à peu près autant de gaz dissous que de gaz libres, et ces gaz n'ont pas la même composition. J'ai essayé tout d'abord, dans mes recherches personnelles, d'en tenir compte en cherchant la valeur moyenne du rapport $\frac{v}{V}$; mais j'ai reconnu que ce rapport n'est jamais constant, même chez une espèce unique, selon les individus étudiés. Il est donc impossible de connaître dans le mélange extrait ce qui était dissous et ce qui était libre, de sorte que la *pression réelle des gaz* ne peut être trouvée par cette méthode.

En second lieu, l'extraction ne peut être instantanée, bien que dans mes expériences le vide soit instantané; car les gaz mettent un certain temps à circuler dans les tissus avant d'arriver au dehors. Une respiration intense se produit alors, et consomme une grande quantité d'oxygène, comme le prouvent, non seulement mes recherches (voy. p. 72 et suivantes), mais encore les expériences directes de divers auteurs.

(1) Voy. la Thèse de M. Peyrou, Paris, 1888, avec indication des travaux antérieurs (voy. p. 99).

Enfin, la condensation probable dans la plante d'une quantité notable de gaz carbonique, prouvée par les expériences de de Saussure et par des expériences personnelles, s'ajoute à ces causes d'erreur pour rendre très incertains les résultats obtenus par ce procédé.

Dans ces conditions, je crois inutile de rapporter ici les nombreuses extractions de gaz que j'ai faites par cette méthode. Les résultats approximatifs obtenus de cette manière confirment du reste ceux que l'on connaît déjà ; la proportion d'oxygène dans le mélange retiré par le vide descend rarement au-dessous de 16 pour 100, et monte parfois au-dessus de 21 [pour 100. Ceci démontre que ce gaz a une composition voisine de celle de l'air, et surtout *avait* cette composition *avant l'extraction*, car une proportion notable de gaz carbonique s'y trouve toujours. Les plantes dont on extrayait ainsi l'atmosphère interne étaient auparavant à l'obscurité ; le fait que la proportion d'oxygène extrait peut dépasser 21 pour 100 dans le mélange malgré la respiration, montre que dans ces extractions il faut absolument tenir compte des gaz dissous.

Quand la plante était à la lumière, par exemple dans un aquarium où il s'en trouvait un grand nombre, la proportion d'oxygène extrait par le vide est montée parfois au-dessus de 35 pour 100 ; mais l'extraction des gaz de l'eau ambiante montrait toujours que les pressions gazeuses à l'extérieur étaient peu différentes de ce qu'elles étaient à l'intérieur, car les plantes avaient enrichi l'eau d'une manière considérable en oxygène, par suite de l'assimilation. Du reste il est évident que l'appréciation des *pressions gazeuses* dans la plante d'après les gaz extraits par le vide ne peut être que très approximative. Et comme ce sont justement ces pressions qui seules sont vraiment importantes à connaître, nous devons nous en tenir uniquement aux résultats beaucoup plus précis donnés par la méthode des bulles.

5^e Résumé.

Dans cette deuxième partie, nous avons pu obtenir des phénomènes de diffusion sur la plante vivante dans des conditions semblables à celles qui se présentent journellement. Il arrive fréquemment en effet que l'air sorte des lacunes sous forme de bulles libres, ou bien s'échappe de sa solution aqueuse dans les atmosphères superficielles qui couvrent les plantes comme tous les autres corps immergés. Nous avons cherché à profiter du premier mode de dégagement, pour retirer l'air des lacunes et l'analyser. Au lieu d'aspirer cet air comme dans notre première étude, nous avons provoqué un excès de pression interne soit par la sursaturation de l'eau ambiante, soit par l'assimilation chlorophyllienne. Dans tous les cas le passage des gaz s'effectuait nécessairement par diffusion, et nous avons reconnu que cette diffusion était assez rapide dans les circonstances normales pour suffire très largement à la respiration, si bien que l'air des lacunes est alors de l'air à peu près pur. Quand il y a assimilation, un balayage constant se produit à l'intérieur des lacunes et nous avons pu donner des chiffres montrant que la diffusion rentrante de *tous* les gaz est ainsi beaucoup augmentée; assez pour modifier la composition de l'eau ambiante.

Quant à la méthode de l'extraction totale des gaz de la plante par le vide, elle ne doit pas être employée, à cause du peu de rigueur de ses résultats.

Cette deuxième étude expérimentale de la diffusion est donc à la fois une confirmation et un complément de la première; tous les résultats qu'elle donne se rapportent à des conditions qui se présentent dans la nature et permettent d'apprécier ce qui se passe dans d'autres circonstances naturelles.

Conclusions. — Rassemblons les conclusions de cette deuxième étude expérimentale de la diffusion. Nous avons fait voir que :

1° *Dans une eau normalement aérée, l'air des lacunes tend toujours à avoir la même composition que l'air libre de l'atmosphère, soit à l'obscurité, soit à la lumière;*

2° *La diffusion est assez rapide pour que la respiration, même intense, ne puisse empêcher cette atmosphère interne d'être à peu près de l'air pur à l'obscurité; les différences sont nulles pour le gaz carbonique et seulement de 1 ou 2 centièmes pour l'oxygène;*

3° *La diffusion est très rapide dans le cas de l'assimilation chlorophyllienne; mais il arrive souvent que la pression externe augmente de telle sorte qu'il y a rejet de bulles libres. En tous cas l'atmosphère interne est toujours plus riche en oxygène que l'atmosphère extérieure.*

D'après ces diverses conclusions, nous pouvons dire que dans une eau normalement aérée l'air des lacunes ne descend jamais que très peu au-dessous de la richesse en oxygène que possède l'air libre.

II. — OBSERVATIONS SUR LE MILIEU GAZEUX INTERNE

L'ensemble des résultats de nos expériences permet de se rendre mieux compte de ce qui doit se passer dans les conditions ordinaires de la végétation des plantes submergées, et ces expériences ont été assez variées pour permettre d'embrasser maintenant l'ensemble des observations faites directement sur ces plantes dans leur habitat naturel. Je vais rapidement passer en revue les diverses conditions qui se présentent alors, et montrer que la manière dont elles agissent sur l'atmosphère interne des végétaux vivant sous l'eau est absolument la même que dans nos expériences.

1° *Quantité et pression des gaz dissous dans les eaux naturelles.*

Comme nous l'avons dit dans l'introduction physique, la quantité de chaque gaz dissous dans les eaux naturelles ne

varie pas dans de très larges limites ; elle est à peu près la même dans toutes les eaux superficielles, que ces eaux soient douces, comme celles des lacs et des rivières, ou salées comme dans les océans ; elle reste aussi sensiblement la même jusqu'aux plus grandes profondeurs atteintes (voy. p. 59), de sorte que la plupart des êtres aquatiques sont plongés dans un milieu où l'air possède à peu près la même pression que dans l'atmosphère. Pourtant il ne faut pas nous contenter de cette moyenne générale ; il est absolument nécessaire de préciser l'amplitude des variations de cette pression, car ces variations sont en général beaucoup plus grandes que dans l'air libre.

1. *Saturation normale des eaux naturelles.* — L'équilibre de saturation avec l'atmosphère n'est pour ainsi dire jamais atteint ; cet équilibre tend toujours à se produire, mais il est troublé sans cesse par les variations de température (jours, saisons), de pression (oscillations barométriques, transport de couches du fond à la surface ou inversement), d'actions chimiques et physiologiques (bicarbonates, animaux, végétaux), etc. Ces variations amènent de grands écarts de saturation, écarts que la diffusion, très lente, ne peut effacer que peu à peu. Avant que l'équilibre soit atteint, de nouvelles variations se produisent soit dans un sens, soit dans l'autre, de sorte qu'il est vrai de dire que : *la saturation normale des eaux naturelles bien que souvent atteinte ne subsiste jamais*, tandis que l'oscillation continuelle entre un excès et un défaut de saturation est la règle ordinaire (1).

2. *Régulateurs de la saturation.* — C'est dans les eaux courantes que les différences sont le moins fortes, ainsi que dans les grandes masses des océans, où la surface est sans cesse

(1) Voy. par exemple les tables d'analyses publiées sur l'*Expédition du Challenger* (*loc. cit.*, p. 179 et 180). — A la surface il peut manquer jusqu'à *un tiers* de l'oxygène qui devrait se trouver dissous ; et à 3000 mètres de profondeur cette différence atteint parfois *la moitié* de l'oxygène théorique. — Mais ces écarts sont des maximum.

agitée. Dans les eaux dormantes au contraire on observe les plus grands écarts. Nous pouvons donc signaler en toute première ligne *l'agitation des eaux et le renouvellement des couches liquides*, comme régulateur de la saturation. Ce facteur agit seul avec la *différence des tensions*, lorsque l'eau n'est pas complètement saturée; et même lorsque l'eau est dormante, c'est la diffusion seulement qui peut agir, et l'équilibre est alors très lent à s'établir. Quand l'eau est sursaturée, au contraire, le dégagement des gaz en excès peut se faire soit dans les lacunes des plantes, soit dans les atmosphères superficielles, et tend à ramener l'équilibre avec la pression ambiante par *le dégagement de bulles libres*.

C'est donc dans les eaux dormantes que se trouvent les plus grandes variations de pressions gazeuses, et en décrivant ce qui s'y passe, nous pourrions nous dispenser de considérer l'ensemble des autres cas si multiples qui se présentent dans les autres conditions naturelles.

2° Cas des plantes à lacunes.

1. *Variations journalières*. — Considérons une touffe d'*Elo-dea* située au fond d'une eau dormante, à quelques décimètres de profondeur. Au milieu du jour, par un beau soleil, une assimilation énergique se produit et tend à déterminer une augmentation de la pression interne, parce que l'oxygène apparu ne peut sortir assez vite par diffusion (p. 130). En même temps l'eau se trouve échauffée justement au contact de la plante, car celle-ci, plus opaque, arrête mieux les radiations (observé directement à Bordeaux en 1887). L'élévation de température produit alors la sursaturation de l'eau (p. 60), de sorte que l'excès de pression interne déterminé par ces deux causes provoque le dégagement de bulles nombreuses, en chapelets par les déchirures de la plante (p. 107) ou irrégulièrement par les atmosphères superficielles (p. 110). — En même temps des courants thermiques se produisent, comme je l'ai souvent observé, et brassent la masse de l'eau

qui se sursature alors de plus en plus à la fois par échauffement et par dissolution de l'oxygène provenant de la plante. L'excès d'oxygène ainsi produit est parfois si considérable que, en l'absence complète de tout mouvement de l'atmosphère, l'air qui touche la surface de l'eau se trouve notablement enrichi en oxygène par suite de la diffusion directe des gaz dissous vers l'extérieur (1).

A mesure que le soleil baisse sur l'horizon, l'assimilation diminuant, une des deux causes du dégagement diminue aussi, celle que détermine la production d'oxygène dans les lacunes; mais la sursaturation subsiste, car le refroidissement de l'eau, surtout en grande masse, ne se produit que lentement, et permet au dégagement des bulles de continuer, quoique en s'affaiblissant de plus en plus jusqu'à la nuit.

Lorsque l'obscurité est arrivée, les bulles sortent parfois encore pendant des heures entières, et ce phénomène qui, d'abord, avait été interprété d'une manière absolument erronée (voy. p. 36), reçoit encore aujourd'hui une explication qui paraît inexacte (2); on l'attribue généralement à l'excès d'oxygène emmagasiné dans les lacunes pendant le jour et qui subsisterait fort longtemps à l'obscurité. Mais il semble qu'on n'a pas songé à la *sursaturation de l'eau* qui suffit parfaitement pour expliquer le phénomène, et qui agit certainement seule alors, d'après ce que nous avons vu de la rapidité avec laquelle s'établit l'équilibre entre les pressions internes et externes que subit la plante.

A mesure que la nuit s'avance, le refroidissement de l'eau se produit de plus en plus, surtout si le ciel est bien clair; aussi la pression des gaz dissous diminue sans cesse, chaque degré d'abaissement de température augmentant la solubilité de $\frac{1}{30}$ environ; c'est pourquoi le dégagement des bulles, s'il continue encore, diminue aussi de plus en plus et s'arrête en général avant les premières lueurs du jour. La pression des

(1) Morren.

(2) Voy. le *Traité de botanique* de M. Van Tieghem, p. 152 et 200.

gaz dans les lacunes peut même arriver à se trouver inférieure à la pression totale ambiante, car la saturation devient incomplète dans l'eau, surtout vers le matin ; il y a dès lors tendance à l'injection des cavités aérifères, mais cette injection se trouve empêchée par diverses causes, dont la principale est le retour de la lumière et de la chaleur.

Au lever du soleil l'assimilation chlorophyllienne des plantes et l'augmentation de la pression des gaz dissous se reproduisent. Mais la sursaturation est d'autant plus longue à reparaitre que le refroidissement nocturne a été plus considérable, si bien que le dégagement des bulles peut ne commencer qu'au bout de plusieurs heures ; il m'est arrivé de ne le voir débiter que vers dix heures ou même vers midi, c'est-à-dire six à huit heures après le lever du soleil (c'était en été). C'est exactement l'effet inverse de ce qui se produit après le coucher du soleil, le dégagement de bulles par sursaturation de l'eau ; les deux phénomènes sont de même ordre.

Une fois que le dégagement a commencé, il augmente de plus en plus et passe par la série de variations décrites précédemment ; le maximum de lumière et de chaleur donnant le maximum de bulles.

Nous avons supposé des circonstances quelque peu exceptionnelles, un soleil vif et chaud échauffant une masse d'eau peu profonde, et c'est en effet dans ces conditions que la série de phénomènes se produit comme nous l'avons dit. Mais il peut arriver que le jour revienne sans soleil, nuageux, et même que la pluie se mette à tomber. Dans ces conditions, l'assimilation n'en continue pas moins, comme j'ai pu le constater bien souvent (expériences d'une année entière, 1887) ; mais elle est évidemment moindre, et l'échauffement est fortement diminué en même temps. C'est alors qu'il ne se dégage que peu ou pas de bulles, surtout si la veille a été une journée très chaude. Et la sursaturation étant faible ou nulle, le dégagement n'est entretenu que par l'assimilation chlorophyllienne ; aussi cesse-t-il de bonne heure, souvent avant le crépuscule.

C'est du reste le cas qui se trouve le plus constant, et le dégagement nocturne des bulles ne se produit jamais que dans des circonstances particulièrement favorables à la sursaturation de l'eau.

Lorsque l'eau est agitée ou même courante, on comprend facilement que le dégagement des bulles ait encore moins de chances de se produire, car le mélange des couches et leur renouvellement favorisent la diffusion aux détriments de l'augmentation de la pression interne. L'expérience directe se fait facilement dans une simple éprouvette contenant une plante en train de dégager des bulles à la lumière; dès qu'on agite le liquide, le jet de bulles diminue ou cesse complètement. Cependant, si l'eau agitée arrive à la sursaturation pour une cause quelconque, il est certain que la plante sert encore de déversoir aux gaz dissous en excès, comme nous l'avons expérimenté directement (p. 113).

2. *Variations avec les saisons.* — Ce que nous avons dit pour les variations diurnes et nocturnes s'applique aux saisons : l'ensemble des mois d'été apporte plus de lumière et de chaleur que l'ensemble des mois d'hiver; l'automne et le printemps servent d'intermédiaires. — Seulement ici les variations sont plus étendues et durent plus longtemps, de sorte que leurs effets sont plus puissants et retentissent sur toute la vie de la plante.

Quand l'automne arrive, les nuits deviennent plus longues et plus froides; il en résulte un refroidissement plus considérable des eaux, qui ne se trouve que de moins en moins racheté par l'échauffement diurne. Ce ne sont plus dès lors seulement les eaux superficielles qui se refroidissent, mais encore les grandes masses; il se produit un abaissement général des pressions gazeuses dans toutes ces eaux, une saturation de moins en moins complète; les plantes ne dégagent bientôt plus aucune bulle, à moins qu'elles ne soient dans des eaux très peu profondes. Un abaissement permanent de la pression des gaz existe dans leurs lacunes et augmente de plus en

plus à mesure que le froid arrive. Par les ouvertures et peut-être par diffusion directe, *l'eau tend à injecter* les lacunes, à y remplacer les gaz et à remplir la plante tout entière. J'ai fréquemment examiné des feuilles de plantes aquatiques diverses à cette époque de l'année, et il est intéressant de voir que souvent on trouve des portions de ces feuilles en partie injectées d'eau, comme le veut la théorie. Mais en général, cette injection est insignifiante pour les parties vertes et vivantes, sans doute parce que pendant le jour l'assimilation s'y oppose, et aussi à cause de la résistance propre du protoplasma (voy. p. 102). Pour les parties mortes, au contraire, elle est presque toujours complète, comme je l'ai souvent observé sur diverses plantes.

Si nous rapprochions ces deux ordres de faits, il nous serait peut-être permis de nous demander s'il n'y a pas là une relation de cause à effet, si la mort n'est pas due, pour une petite partie au moins, à l'injection qui tend à se produire d'une manière si générale à l'automne. En tous cas, lorsque l'hiver est arrivé, il reste en général fort peu de parties foliacées vivantes au sein de l'eau ; les tiges mêmes ne subsistent qu'à l'état de tronçons.

J'ai pourtant observé, en janvier 1889, des *Elodea* bien vivants, en petit nombre il est vrai, dans les bassins du Muséum d'histoire naturelle ; à côté d'eux j'en ai vu d'autres situés moins profondément qui avaient été saisis dans la glace et avaient été tués et injectés d'une manière absolument complète ; mais là l'injection paraît due à une cause nouvelle que nous avons déjà signalée, le peu de solubilité des gaz dans la glace. A mesure que l'eau se solidifie, elle abandonne les gaz qu'elle contient et ceux-ci vont sursaturer l'eau restée liquide ; si la masse est peu profonde, l'eau ainsi sursaturée abandonne des gaz libres à la manière ordinaire, et des bulles sont souvent emprisonnées dans la glace, où elles prennent parfois des aspects bizarres. Si une plante, comme l'*Elodea*, y est saisie, elle garde ses lacunes pleines d'air. Mais, au moment du dégel, l'eau résultant de la fonte de la glace est à peu près

privée de gaz : la pression descend très bas à l'intérieur des lacunes et, comme à ce moment le protoplasma est contracté, l'eau se diffuse avec facilité à travers les membranes et vient remplir les lacunes.

Nous verrons plus loin (p. 156) qu'il est possible de détruire, partiellement au moins, cette injection des lacunes, en y déterminant l'arrivée d'un gaz sous pression. Je ne sais si la même chose se produit normalement dans la nature, mais rien ne s'y oppose, puisque la sursaturation s'y présente si fréquemment.

Il y aurait, sur cette question spéciale de l'injection spontanée des plantes aquatiques et sur leur vie dans les conditions nouvelles qui se présentent alors, bien des recherches à faire encore ; j'ai fait un grand nombre d'essais à ce sujet pendant l'année 1887, mais je ne connaissais pas alors assez bien les conditions du problème pour que les résultats obtenus aient une grande valeur ; je n'en parlerai donc pas.

Quelle que soit la manière dont la plante ait passé l'hiver, pourvu qu'au printemps il subsiste en elle quelques régions non injectées et pleines de gaz, il se produit des phénomènes contraires à ceux que nous venons de considérer : elle se désinjecte, se remplit de gaz dans toutes les parties où celui-ci peut pénétrer et reprend l'aspect normal qu'elle gardera pendant le cours de l'été. C'est qu'à ce moment la lumière et la chaleur reviennent et déterminent l'assimilation pour les plantes, la sursaturation pour les eaux ; toutes causes qui provoquent une augmentation de la pression interne de plus en plus grande. Partout, dès que le soleil se met à briller un peu vivement, des jets de bulles s'échappent des plantes et produisent un balayage incessant à l'intérieur de leurs espaces aérifères ; et cette action se fait sentir non seulement aux plantes aquatiques ordinaires, mais encore aux rhizomes, aux racines diverses ; j'ai observé le soulèvement spontané de *Stratiotes* et autres plantes par les gaz qui étaient venus se libérer dans leurs lacunes et les rendre assez peu denses pour les ramener à la surface ; les exemples abondent de ce phénomène qui se

produit au printemps, du dégagement de bulles nombreuses, et sans doute il entre pour une part importante dans le réveil à la vie active.

A mesure que les beaux jours arrivent, la plante se met à croître aux dépens des réserves d'amidon que contiennent les parties qui ont subsisté, et puis ensuite elle repasse à son tour par la série des variations que nous venons de décrire.

3° *Cas des Algues.*

Nous n'avons considéré dans ce qui précède que les plantes pourvues de lacunes internes ; mais je crois que nous avons le droit de nous demander comment les variations considérées agissent sur l'ensemble des plantes beaucoup plus nombreuses qui manquent de lacunes, ensemble représenté presque en totalité par la classe des Algues. Il arrive bien souvent que les eaux ne contiennent pas d'autres plantes sur de très grands espaces ; elles y vivent alors en amas considérables, soit au fond, sous forme de prairies d'aspects variés, soit près de la surface, en nappes étendues et profondes (mer des Sargasses). Comment les gaz, lorsqu'ils se trouveront en excès dans ces eaux pour une des causes que nous avons vues plus haut, pourront-ils s'échapper à l'état libre ? Il est évident qu'alors le seul lieu de départ possible résidera dans ces *atmosphères superficielles* que nous avons signalées précédemment comme ayant une existence si générale sur tous les corps plongés dans l'eau (Merget) (voy. p. 40) ; et le rôle de ces atmosphères devient alors réellement très important, puisqu'elles servent à *régulariser les pressions gazeuses* dans le milieu qui les entoure en libérant l'excès de gaz qu'il peut contenir à l'état de sursaturation (voy. p. 58) (1).

C'est en effet pour ces plantes que l'eau a le plus de chances de subir de forts écarts de pression.

(1) Ce nouveau rôle que nous attribuons ici aux atmosphères superficielles est absolument distinct du rôle, beaucoup plus important d'ailleurs, que leur attribue M. Merget (voy. p. 40).

Il est à remarquer, en effet, que lorsque les Algues poussent ensemble sous forme d'amas, l'eau qui les baigne se renouvelle en général assez difficilement, surtout lorsque ce sont des Algues filamenteuses ; elle se sursature alors de l'oxygène émis sous l'influence de la lumière, en même temps qu'elle s'échauffe en totalité dans les mailles du réseau, ce qui lui donne une sursaturation générale de tous les gaz dissous ; c'est alors qu'interviennent les atmosphères superficielles. Les premières bulles, très petites et très nombreuses, se forment à leurs dépens, et ces bulles se détachent fréquemment et viennent crever à la surface de l'eau, où elles subsistent souvent sous forme d'écume. Mais un autre phénomène intervient souvent aussi ; les bulles apparaissent au sein de la masse elle-même et y grossissent longtemps sans se détacher, car elles sont retenues mécaniquement (1) dans le réseau d'Algues ; elles arrivent ainsi à se fusionner plusieurs ensemble et à former bientôt des masses mamelonnées qui soulèvent le paquet d'Algues fixé au fond de l'eau. Chacun a pu remarquer, surtout dans les eaux un peu dormantes, ces amas feutrés en forme de grosses masses arrondies tapissant le fond ; il existe presque toujours d'énormes bulles en dessous et le soulèvement hydrostatique ainsi déterminé est si puissant, que l'arrachement fréquent de paquets considérables en est la conséquence ; ils montent à la surface et forment des masses vertes flottantes, mamelonnées par les bulles qu'elles emprisonnent. Ces bulles pressent et feutrent les filaments des Algues, et celles-ci se trouvent dès lors dans des conditions défectueuses. Les filaments les plus extérieurs ont en effet trop de lumière et de chaleur, car l'air inclus est mauvais conducteur (au toucher, ces Algues flottantes sont en général plus chaudes que l'eau

(1) Le mécanisme consiste en ceci que la bulle ne peut se diviser, se couper en bulles plus petites, sans présenter une grande résistance ; cette résistance est analogue à celle que présenterait un ballon de baudruche qu'on voudrait étrangler en son milieu au moyen d'une corde ; elle résulte de forces capillaires (tension superficielle) qui règnent toujours sur toute surface libre d'un liquide et la *tendent* comme une lame de caoutchouc.

qui les entoure); de sorte qu'on voit la surface des amas prendre un aspect jaunâtre dû à ce que les filaments souffrent, perdent leur chlorophylle et meurent. A l'intérieur de l'amas, au contraire, la lumière manque, à cause de l'ombre des Algues elles-mêmes et de la réflexion totale de la lumière à l'intérieur des bulles, tandis que le renouvellement des gaz se trouve rendu si difficile que l'asphyxie ne tarde pas à se produire.

Mais ce que nous venons de dire ne s'applique pas seulement aux grandes Algues filamenteuses. Des bulles apparaissent aussi sur un grand nombre d'autres espèces, et cela *même en hiver*, ce qui indique une sursaturation habituelle de l'eau qui les baigne. Il suffit bien souvent d'agiter avec une baguette les Algues poussant en petits amas dans une eau dormante, pour voir s'en détacher des bulles plus ou moins grosses; et ceci a lieu même pour des Algues microscopiques, les micrococcus, par exemple, car il suffit de racler la paroi qu'elles enduisent d'une couche verte pour voir se dégager des bulles très fines.

J'ai souvent observé des filaments isolés d'Algues qui, placés dans une eau sursaturée, étaient soulevés par leurs bulles adhérentes et subissaient un mouvement continu de va-et-vient de la surface au fond et du fond à la surface, à la manière d'un *ludion*. Du reste, un détritüs quelconque faisait la même chose, ce qui démontre que c'était un phénomène absolument indépendant de l'Algue en elle-même; j'ai même vu des larves d'insectes, de petits mollusques emportés malgré leurs efforts et subir ce va-et-vient indéfini. La même chose se produit parfois simultanément pour de très grandes quantités d'Algues microscopiques qui apparaissent à la surface au milieu du jour et s'enfoncent le soir pour reparaitre le lendemain; c'est ce qui arriva en 1877 sur la rivière de la Leba, près Lauenburg, et la quantité des Algues microscopiques ainsi soulevées périodiquement pendant trois jours était si considérable qu'elle couvrait plusieurs milles d'étendue (1).

(1) Fait cité par MM. Bornet et Flahault, *Bull. Soc. bot.*, 1884, p. 76.

Mais il arrive le plus souvent que les bulles ne peuvent crever en arrivant à la surface, et que dès lors l'Algue y reste adhérente; c'est là, à proprement parler, ce qu'on a désigné sous le nom de *fleurs d'eau*, à cause de l'aspect floconneux de l'écume ainsi formée, qui rappelle assez bien les masses analogues que l'on trouve sur le vin, la bière, le vinaigre. Les Algues qui les produisent sont microscopiques et appartiennent au groupe des *Rivulariées*, genre *Gleotrichia*, et leur apparition subite sur de grandes étendues d'eaux douces ou salées les a fait remarquer de bonne heure. On s'explique facilement ce phénomène comme le décrit M. Flahault. D'abord submergées et fixées, ces Algues se multiplient avec une rapidité prodigieuse, dans certaines conditions biologiques exceptionnellement favorables; sous l'influence d'un brillant soleil, l'eau s'échauffe, en même temps qu'une assimilation énergique se produit, des bulles apparaissent aux dépens des atmosphères superficielles, grossissent et enlèvent bientôt l'Algue à la surface. Chaque Algue se trouve ainsi fixée à une petite bulle; mais l'attraction capillaire des ménisques correspondant à ces bulles détermine bientôt le rapprochement d'un grand nombre d'entre elles en amas de grosseur variable, d'autant plus que le vent et les courants produisent des mouvements qui concourent au même but. De là ces petites masses d'écume, ces *fleurs d'eau* qui flottant à la surface de l'eau en quantités considérables sont souvent jetées à la côte et produisent des émanations putrides qu'on dit dangereuses.

Quant au fait observé, que le plus souvent ces fleurs d'eau persistent à la surface pendant plusieurs jours, il faut en rechercher l'explication dans l'existence fréquente d'un voile graisseux recouvrant l'eau. L'origine de ce voile paraît due à l'activité vitale d'êtres microscopiques appartenant à la catégorie des ferments, car la pellicule est surtout développée sur les eaux stagnantes plus ou moins remplies de matières organiques. Quant à son action dans le cas dont il s'agit, elle consiste simplement en ceci, que les bulles arrivant du fond ne peuvent briser la mince pellicule qui les recouvre et forment

alors, avec les Algues entraînées, une écume qui restera persistante tant qu'une pluie, un grand vent, une agitation quelconque de la surface ne viendra pas briser le voile qui la retient.

Pendant les chaleurs de l'été, la production et l'épaississement de cette couche superficielle se trouvent en général très favorisés dans les eaux très stagnantes; une quantité prodigieuse d'infusoires et autres êtres microscopiques vient s'y ajouter, et l'ensemble forme une sorte de crème qui saisit l'oxygène au passage avec une grande puissance. L'eau sous-jacente est alors appauvrie de ce gaz, et des fermentations putrides s'y établissent. Malgré cela, si une lumière suffisante existe, on observe souvent une végétation assez abondante des plantes aquatiques dans ce milieu; l'*Elodea*, en particulier, présente une résistance extraordinaire : il ne fait que se modifier un peu dans son apparence, les feuilles devenant courtes et larges.

4^o Résumé.

Je n'ai pu donner, dans ce qui précède, qu'une esquisse générale renfermant un certain nombre de faits naturels qui s'expliquent très facilement au moyen des connaissances que nous avons acquises précédemment; il est probable qu'un grand nombre d'autres faits intéressants pourraient y être joints, mais je n'ai pas cherché à le faire, mon but étant simplement de montrer l'accord complet qui existe entre les expériences et les observations, et de donner une idée des applications que l'on en peut faire pour des études subséquentes. Nous avons vu que, dans les eaux naturelles, une quantité de causes agissent sans cesse pour déterminer une oscillation continue entre un excès et un défaut de saturation gazeuse, et que les plantes servent à régulariser cette saturation par leurs atmosphères internes ou superficielles. Ensuite, passant en revue les variations qui peuvent se produire d'abord journellement, puis avec les saisons, nous avons montré que chaque nuit, et au commencement de chaque hiver, les plantes tendaient à

s'injecter d'eau, tandis que chaque jour et à chaque printemps un effet contraire pouvait provoquer un dégagement de bulles plus ou moins abondant. L'effet est plus accentué aux changements de saison, car il est plus général et plus permanent. Il reconnaît toujours deux causes principales, la sur-saturation de l'eau et une différence de pression gazeuse entre l'air des lacunes et l'air dissous; mais, de ces deux causes, la *sursaturation seule* peut agir pendant la nuit pour la sortie des bulles contrairement à ce qu'on dit en général.

Dans un deuxième paragraphe, nous avons montré que les Algues ne possèdent que leurs atmosphères superficielles pour régulariser les pressions gazeuses dans l'eau qui les entoure, et nous avons terminé en décrivant quelques phénomènes naturels curieux, tels que les *fleurs d'eau*, et le mouvement alternatif de montée et de descente de certaines Algues.

5° Conclusions.

C'est un peu à dessein que, dans ce troisième chapitre, nous avons placé l'explication théorique des phénomènes observés tantôt avant et tantôt après la description de ces phénomènes, et que souvent même nous avons fondu les deux ensemble; car je crois que la clarté de la démonstration et sa rigueur n'ont pu qu'y gagner. Quant aux conclusions particulières que nous devons tirer de cette étude, elles sont les suivantes :

1° *La saturation normale des eaux naturelles, c'est-à-dire leur équilibre parfait avec l'atmosphère, est souvent atteinte, mais ne subsiste jamais; car les pressions gazeuses y subissent des oscillations continuelles.*

2° *Il en résulte que l'atmosphère des lacunes subit aussi des variations continuelles de pression; ces variations sont positives pendant le jour et dues alors à deux causes, la sursaturation et le dégagement d'oxygène; elles sont négatives pendant la nuit, parce que ces deux causes cessent d'agir; pourtant il arrive parfois que la pression est positive au commencement de la nuit par suite d'un excès de saturation diurne.*

3° *Des variations semblables, mais plus étendues, se produisent avec les saisons.*

4° *Les Algues ne possèdent pas d'autres régulateurs de la sursaturation de l'eau qui les baigne que leurs atmosphères superficielles.*

Remarque. — La congélation agit comme un échauffement brusque et intense (c'est-à-dire provoque une sursaturation extrême de l'eau restant liquide); le dégel produit un effet inverse, c'est-à-dire agit comme un refroidissement subit, et provoque un défaut de saturation, d'où résulte l'injection des lacunes aérifères.

Les alternatives de gel et de dégel doivent favoriser encore cette injection des plantes, en désaérant l'eau de plus en plus.

DEUXIÈME PARTIE

Des échanges gazeux entre la cellule et le milieu qui l'entoure.

Nous avons étudié jusqu'à maintenant les échanges gazeux généraux de l'atmosphère interne libre des plantes submergées avec l'atmosphère externe dissoute dans l'eau. Nous avons appris à connaître l'influence qu'exerce la paroi séparatrice de ces deux milieux, les variations de pression totale et de pression partielle que subit la plante entière, soit de l'extérieur, soit de l'intérieur, et les phénomènes qui en résultent. Nous connaissons, en un mot, à peu près complètement ce qu'est le milieu gazeux, externe ou interne, de la plante, dans les circonstances les plus diverses, et nous savons que, dans ce milieu, la pression propre de chaque gaz, de l'oxygène en particulier, est très voisine de ce qu'elle est dans l'air. Nous pourrions nous borner à ces premiers résultats. Mais l'étude complète des échanges gazeux au point de vue physique n'est pas terminée. Si nous avons vu comment les gaz arrivent à se répandre partout autour de la plante et dans son intérieur, nous ne savons pas encore comment ils arrivent à chaque cellule, comment ils y pénètrent, et comment chaque élément protoplasmique, chaque particule vivante, reçoit les gaz qui lui sont nécessaires, et rejette ceux qui lui sont nuisibles. C'est cette étude des *échanges gazeux de la cellule* que nous avons préparée dans tout ce qui précède, et que nous allons traiter maintenant. Elle se divise naturellement en deux chapitres :

- 1° Étude du milieu gazeux externe de la cellule;
- 2° Étude de son milieu gazeux interne.

CHAPITRE IV

ÉTUDE DU MILIEU GAZEUX EXTERNE DE LA CELLULE

Cette étude a été faite en partie dans tout ce qui précède par des expériences et par des observations ; mais, si nous connaissons le milieu gazeux général, nous avons complètement négligé le côté *anatomique* de la question, et c'est seulement par lui qu'on peut arriver à connaître quelle sorte de milieu gazeux est ménagé à *chaque cellule*. L'anatomie des plantes aquatiques submergées étant bien connue dans ses traits principaux, je dois me borner à exposer brièvement ce qui est nécessaire ici, et je ne développerai seulement que certains points spéciaux qui résultent d'observations personnelles et qui complètent l'exposé du sujet.

1° Développement des surfaces de la plante.

Au point de vue anatomique, il faut considérer surtout les surfaces d'échanges, tandis qu'au point de vue physique, nous devons parler en même temps du renouvellement du milieu.

Pour les surfaces, on peut dire, d'une manière générale, qu'une ramification extrême de tous les organes d'échanges, accompagnée de l'amaigrissement des tissus et du développement abondant des lacunes internes, a rendu ces surfaces extrêmement développées chez les plantes subissant la vie submergée. Le milieu externe, c'est-à-dire l'eau et les gaz dissous, se trouve ainsi amené au contact direct d'un très grand nombre de cellules, condition très favorable aux échanges. Quant à l'atmosphère interne, elle ne pourra remplir complètement un but analogue que si la dissémination de l'air, et son renouvellement dans toutes les parties du végétal, sont suffisants pour subvenir aux échanges des cellules internes.

2° Répartition des gaz libres dans toute la plante.

1. *Aération de la plante.* — C'est dans la feuille que les échanges avec l'extérieur se produisent le plus, aussi est-ce dans la feuille que l'on observe le réseau aérien le plus complet. Lorsqu'on regarde au microscope, à un faible grossissement, une feuille de *Potamogeton*, d'*Elodea* (fig. 5) ou de



FIG. 5. — Feuille d'*Elodea* vue de face et vivante, à un faible grossissement. — Les lignes parallèles et noires représentent des lacunes *l* pleines d'air; sur la gauche, ces lacunes sont en partie injectées par de l'eau. Certaines cellules *a* sont altérées et ont un aspect brun foncé.

toute autre plante aquatique, on voit ce réseau sous forme de lignes noires anastomosées qui courent partout dans son épaisseur, depuis la périphérie du limbe et l'extrême pointe de la feuille, jusque dans le voisinage de la nervure médiane; ces canaux aérifères subsistent encore même lorsque le limbe ne

comprend plus que deux épidermes, comme chez l'*Elodea* (fig. 5 et 8).

Les canaux de la feuille viennent rejoindre directement les canaux généralement beaucoup plus gros de la tige et la communication ainsi établie est largement ouverte entre les deux systèmes. Ces canaux de la tige et des branches reçoivent ainsi tout le long de leur parcours les gaz contenus dans les feuilles, et comme ils s'étendent librement d'un bout à l'autre de la plante, en se continuant dans toute la longueur des racines, ils servent de chambre commune reliant en une atmosphère unique et très ramifiée les atmosphères partielles de tous les organes de la plante.

L'existence fréquente de diaphragmes n'empêche pas cette libre communication, car les cellules qui les forment laissent entre elles de nombreux méats.

2. *Aération du point végétatif.* — Un point intéressant et dont l'importance ne paraît pas avoir été mise en lumière par aucun auteur, c'est le fait que ces espaces intercellulaires s'étendent jusque très près du point végétatif, bien au delà des premières feuilles, et sont remplis d'air libre de très bonne heure. J'ai très souvent examiné les points végétatifs de plantes aquatiques diverses, et j'ai toujours reconnu le fait que je signale ici. Que l'on examine une racine ou un bourgeon terminal, on reconnaît directement à la teinte foncée que donne l'air inclus dans les méats, l'extension de l'atmosphère interne jusque très près des cellules mères de l'organe considéré.

La chose est particulièrement nette et facile à observer chez l'*Elodea* (fig. 6) : on dissèque le bourgeon à l'aide d'une aiguille coupante, et en le portant dans une goutte d'eau, on voit des lignes noires déliées (*l*) formant un réseau qui arrive à une distance de deux ou trois cellules du sommet en voie de croissance et de division. Sur une racine on observe la même chose avec plus de facilité encore, car on n'a aucune préparation à faire (fig. 7).

On considère souvent l'ensemble des espaces aérifères

internes comme un appareil spécial ayant la valeur d'un véritable tissu différencié (voy. *Traité de botanique* de M. Van Tieghem, p. 671). Ici donc cette différenciation serait la première de toutes celles que subissent les cellules, et, si l'on juge de son importance d'après son rôle, qui est d'apporter l'oxygène nécessaire à la respiration des éléments nouveaux et des cellules initiales elles-mêmes, on ne sera pas surpris de cette apparition hâtive. Il est très remarquable, en effet, de

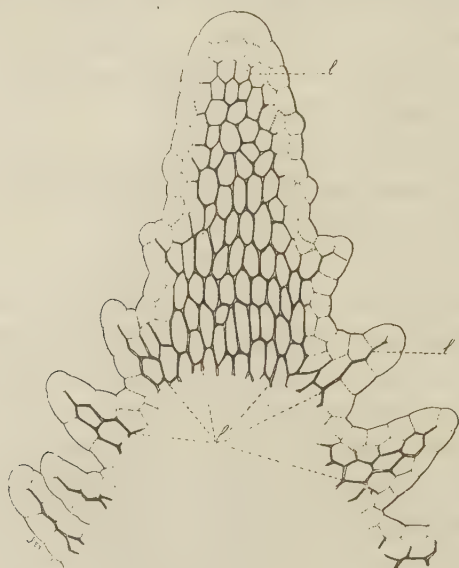


FIG. 6. — Point végétatif d'une tige d'*Elodea canadensis*, vu de face et vivant. — Les lignes noires anastomosées *l* représentent des lacunes pleines d'air. — Cette figure montre que ces lacunes arrivent très près des *cellules initiales* du bourgeon ; la même chose a lieu dans les jeunes feuilles.

voir que, lorsque ces éléments ne s'accroissent pas, ce qui a lieu dans les bourgeons dormants, l'air des lacunes arrive souvent beaucoup moins haut, et même s'arrête bien au-dessous des premières feuilles. Il semble alors que l'état latent du bourgeon corresponde à des échanges gazeux respiratoires beaucoup moindres.

On pourrait penser que, vu la délicatesse des très jeunes tissus, les échanges avec l'air extérieur dissous dans l'eau

devraient suffire ; mais il faut éloigner cette idée, en considérant que, d'une part, la respiration de ces jeunes tissus est très active ; et que, d'autre part, ils sont entourés presque toujours de parties diverses qui gênent considérablement ou annulent les échanges avec l'extérieur de la plante ; ces parties sont la *coiffe* pour la racine, et les *feuilles*, souvent excessivement nombreuses et serrées dans le bourgeon, pour la tige. On voit bien la chose pour l'*Elodea* ; mais elle est particulièrement frappante pour les très gros bourgeons d'hiver du *Myriophyllum* où une quantité considérable de feuilles intimement imbriquées entoure le point végétatif d'un manchon très serré ; si on examine la tige, qui est très cassante dans le bourgeon de cette plante, on voit, à moins de 1 millimètre du point végétatif, un cercle complet de gros canaux pleins d'air libre destiné à l'aération du centre du bourgeon, canaux reliés à des méats plus fins qui paraissent remplir presque tout le sommet ; les feuilles elles-mêmes acquièrent de très bonne heure des lacunes pleines de gaz jusque dans leurs plus fines ramifications.

3. *Méthode employée pour l'observation.* — Il n'est pas toujours facile de dire si c'est de l'air qui donne dans un organe un aspect noirâtre à certaines parties du tissu ; cette apparence est due à des phénomènes de réfraction et de réflexion totale, et souvent on peut se demander si là où il semble exister de l'air, ce ne sont pas des tissus *pleins* qui paraissent plus foncés grâce à une forte réfringence. Il est facile de faire la distinction en injectant les lacunes avec de l'eau sous les yeux mêmes de l'observateur. L'organe à observer est placé dans une solution sursaturée de gaz carbonique, ce qui fait que ce gaz se substitue rapidement à l'atmosphère des lacunes ; on le reprend ensuite dans une goutte de cette même solution et on le porte sous l'objectif du microscope de manière à bien voir la masse sombre que l'on soupçonne pleine d'air. En ajoutant alors, sur le côté, une gouttelette d'une solution de potasse caustique, on voit l'injection se produire rapidement et complètement avec une netteté qui ne laisse rien à désirer :

les lignes noires sont rendues distinctes par leur fuite rapide devant la solution qui rentre, et pendant un moment c'est une rétraction générale de toutes ces bandes foncées, jusqu'à injection complète et éclaircissement considérable de l'organe observé.

On peut aussi employer une méthode inverse et plus rapide encore, placer l'organe dans une solution d'hypochlorite de sodium : il se dégage aussitôt une grande quantité de gaz et on voit souvent de petits index liquides circuler rapidement dans les canaux aérifères sous l'influence de la poussée des gaz qui s'y amassent avant de s'échapper par les ouvertures. Ce deuxième procédé est commode pour les racines, car il permet de faire produire le dégagement par le point végétatif légèrement blessé à cet effet, et il éclaircit les tissus.

Enfin, la congélation (voy. p. 105) permet de combiner les procédés : pendant la formation de la glace, la plante ou l'organe dégagent des bulles ; au dégel l'injection est complète comme si on avait employé la solution carbonique suivie de potasse. Mais il est facile de déterminer la *désinjection* dans tous les cas en plaçant l'organe étudié dans une solution d'hypochlorite ; on voit au bout de quelques secondes les lacunes se remplir d'air de nouveau, à partir de quelques points épars, et les traînées noires gagner vivement les autres régions de l'organe. Mais alors on observe en général que la désinjection est souvent incomplète pour les feuilles ; au contraire, elle est complète pour les tiges, racines et points végétatifs, et même il n'est pas rare de voir certains méats gonflés outre mesure sous l'influence de la puissante poussée interne qu'ils subissent de la part des gaz.

4. *Racines aquatiques*. — Considérant une racine qui vit dans l'eau, qu'elle appartienne à une plante terrestre ou à une plante aquatique, comme ayant une vie submergée absolument semblable à celle de toutes les plantes pourvues de lacunes et submergées, j'ai examiné le point végétatif de diverses plantes terrestres ayant poussé leurs racines dans

l'eau. J'y ai trouvé des faits absolument semblables aux précédents, plus accentués même s'il est possible. Ainsi chez le *Maïs*, que j'ai particulièrement étudié, chez diverses autres Graminées (*Lolium* (fig. 7), *Triticum*, *Poa*, etc.), on voit l'air former des lignes noires arrivant jusqu'à se courber près de la région terminale de la racine. La même chose a lieu avec des variantes, chez toutes les plantes poussant dans les mêmes conditions, qu'elles soient ordinairement semi-aquatiques (*Phellandrie*, *Butome*, *Lemna*), ou bien ordinairement terrestres (*Ricin*, *Fève*, *Lupin*, *Polygonum*).

Du reste, il faut le reconnaître, ce fait n'est pas exclusif à l'habitat aquatique; on le rencontre encore chez bon nombre de plantes terrestres comme j'ai pu le vérifier directement sur quelques types, la Capucine, par exemple, et le reconnaître d'après les figures données par divers auteurs. Sachs en donne plusieurs dans son *Traité de botanique* [voy. *Édition française*, 1874, fig. 274 (*Prêle*), 109 (*Hippuris*), 103 (*Phaseolus*)].

On peut apercevoir particulièrement bien ces lacunes en examinant les nombreuses coupes de points végétatifs de racines terrestres dessinées par M. Flahault (1). D'après ces figures, il semble que les racines contenant beaucoup de cellules et généralement grosses (*Impatiens* (fig. 32), *Tropæolum* (fig. 23), la plupart des Légumineuses (fig. 37), etc.) ont ces cellules séparées par des méats pleins d'air jusque tout près du sommet (p. 112). Mais pourtant le fait n'est plus général chez les plantes terrestres comme il l'est au contraire pour les plantes aquatiques; sur la très grande majorité des racines

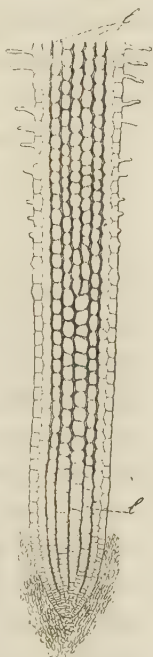


FIG. 7. — Racine de *Lolium*, vue de face et vivante. — On voit les lacunes L, pleines d'air, qui arrivent très près de l'extrémité.

(1) *Ann. sc. nat.*, 1877, p. 5.

terrestres minces, ces méats n'apparaissent qu'à une distance considérable du point végétatif, comme la chose ressort clairement de l'examen des autres coupes nombreuses figurées par l'auteur ; dans ce cas les échanges directs avec l'extérieur suffisent probablement.

Une autre remarque importante résulte de la comparaison de ces méats aérifères des plantes dans les deux modes de vie que nous considérons : c'est celle de la forme et du lieu de ces méats, ce qui nous amène à la question de la circulation des gaz dans les lacunes.

3° *Circulation des gaz internes.*

Lorsqu'on examine le point végétatif d'une tige ou d'une racine de plante aérienne, on voit que les méats ont presque toujours une apparence polygonale, et sont limités surtout aux *angles des cellules* (voy. les figures indiquées dans les travaux cités) ; s'ils communiquent, c'est seulement par leurs pointes, qui représentent des petits espaces excessivement étroits. Lorsque c'est, au contraire, un point végétatif ayant subi la vie submergée, les méats ont l'apparence de canaux déliés qui s'anastomosent aux angles des cellules sans y acquies un diamètre bien notable ; leur formation semble s'étendre particulièrement aux *arêtes des cellules*, surtout aux arêtes longitudinales, et leur communication mutuelle s'accomplit librement de très bonne heure, avec la plus grande facilité.

Ainsi dans la vie terrestre, l'air libre intérieur serait contenu dans des espaces alternativement larges et très étroits, tandis que, dans la vie submergée, cet air intérieur serait contenu dans des canaux capillaires d'un diamètre uniforme, ou ne variant que d'une manière lente et régulière. Cette différence essentielle doit retentir fortement sur la circulation de cet air contenu dans ces espaces, et la lenteur de la circulation chez les plantes terrestres serait due à ce phénomène physique qui permet à certaines machines pneumatiques de faire le vide avec un piston ne touchant pas le corps de

pompe, mais *crénelé* sur sa surface (machine de Deleuil).

J'ai reconnu qu'en effet le procédé d'injection, indiqué plus haut, réussit plus difficilement sur les points végétatifs aériens que sur les autres; et souvent même l'injection n'y est pas complète, ce qui est bien d'accord avec une circulation extrêmement difficile dans ces espaces aérifères. Je n'ai pu vérifier encore le degré de généralité du fait que j'avance ici; mais tout porte à croire que dans son sens principal, il est vrai pour un très grand nombre de plantes, et que la *forme* des lacunes aérifères a plus d'influence pour la circulation du gaz interne que *leur volume absolu*. Il est à remarquer, en effet, que chez bien des plantes absolument aériennes, ce volume est considérable, et plus fort que celui de diverses plantes aquatiques (1). Cependant il faut reconnaître que lorsqu'on s'arrête à considérer une même espèce croissant soit dans l'air, soit dans l'eau, le volume des lacunes est plus grand en valeur absolue dans le deuxième cas que dans le premier; de sorte que normalement la *forme* et le *volume* des espaces aérifères s'uniraient pour favoriser les échanges gazeux internes des plantes aquatiques. En même temps, comme le démontrent les recherches de M. Costantin (2), les parois des cellules diminuent d'épaisseur et même la cuticule disparaît presque totalement; de sorte que ces modifications diverses atteignant toutes les parties du végétal, feuilles, tiges et racines, agissent toutes en faveur des échanges gazeux de la cellule avec le milieu.

De tout ce que nous venons de dire, il résulte que les gaz peuvent se rendre aux extrémités les plus éloignées du végétal, pointes de tige, de racine ou de feuille, avec une grande facilité; la *circulation longitudinale* des gaz est certainement bien ménagée chez ces plantes, et l'éloignement d'une cellule à la

(1) Chez l'*Elodea*, par exemple, ce volume n'est, d'après mes mesures directes, que de 3 à 4 pour 100, tandis que chez le *Camphora officinalis* ce volume, donné parfois comme un minimum (*Traité de botanique*, par M. Ph. Van Tieghem, p. 671) atteint 8 pour 100.

(2) Costantin, *Ann. des sciences naturelles*, 1885 et années suivantes. Voy. aussi *Bull. Soc. bot.*

pointe extrême d'un organe ne l'empêche pas de recevoir le contact plus ou moins direct de l'atmosphère interne ou externe. La *circulation transversale* des gaz est-elle aussi bien ménagée? C'est-à-dire n'existe-t-il jamais d'épaisseurs de tissus telles que les gaz ne peuvent que difficilement arriver à la cellule qui s'y trouve enclavée?

4° *Pénétration des gaz dans l'épaisseur des tissus.*

Les observations et les expériences de M. Costantin répondent en partie à cette question : l'amincissement des parois cellulaires est certainement favorable à la pénétration des gaz à travers les cellules, et cet amincissement est une règle générale dans l'habitat aquatique, d'autant plus que la transformation chimique de la membrane en cutine ou en subérine ne se fait que beaucoup moins. Quant au nombre des assises qui peuvent séparer une cellule du milieu externe ou du milieu interne, ce nombre ne paraît jamais dépasser trois. Sur les tiges (*Elodea*, *Myriophyllum*, *Ceratophyllum*, etc.), l'écorce dépourvue de méats n'a jamais plus de cinq ou six assises au total, ce qui fait que l'une des cellules les plus internes de cette écorce n'est séparée du milieu externe ou du milieu interne que par, au plus, trois assises cellulaires. Enfin, dans les feuilles, organe principal des échanges, le nombre des assises devient moindre encore, car les parois ne comprennent au total qu'une seule assise chez l'*Elodea*, deux ou trois assises chez le *Ceratophyllum* et le *Stratiotes*.

5° *Pression des gaz arrivant aux cellules.*

De tout ce que nous venons de dire, il résulte que l'aération longitudinale ou transversale de la plante est ménagée d'une manière très parfaite; jamais une cellule n'est séparée d'un milieu gazeux libre ou dissous par plus de deux ou trois épaisseurs de cellules, et pour le plus grand nombre l'arrivée est directe. Nous avons vu, dans la première partie de ces re-

cherches, que la traversée lente des parois des lacunes foliaires, siège principal de la diffusion, modifiait à peine la composition centésimale de l'air libre pénétrant dans les lacunes. Or ces parois comprennent une seule assise de cellules chez l'*Elodea*, deux ou trois assises chez le *Ceratophyllum* et le *Stratiotes*; ceci rend très probable que l'air doit arriver à une cellule profonde de l'écorce de la tige ou de la racine, avec une facilité analogue, c'est-à-dire que la pression propre de l'oxygène s'y trouve à peu près la même que dans les lacunes de la plante. Comme cette pression est dans les lacunes peu différente de ce qu'elle est à l'extérieur, on peut donc dire que la plupart des cellules reçoivent les gaz de l'air sous des pressions semblables à celles qui sont dans l'eau ambiante; et ceci est vrai pour toutes les cellules, aussi bien pour les plus éloignées à la périphérie de la plante et aux extrémités des organes, que pour les cellules profondes enclavées dans la masse de tissus sans méats aérifères. Si l'eau est normalement aérée, nous pouvons donc dire que :

Le milieu gazeux externe de chaque cellule d'une plante submergée est de l'air libre ou dissous dans lequel les pressions gazeuses sont très voisines de ce qu'elles sont dans l'air libre.

Ce que nous venons de dire s'applique surtout aux échanges respiratoires, la plante étant à l'obscurité. Les échanges dus à l'assimilation chlorophyllienne, beaucoup plus énergiques, paraissent ne pouvoir s'effectuer qu'à travers une faible épaisseur de tissus ou de parois; c'est sans doute une des raisons pour lesquelles la chlorophylle de ces plantes se trouve surtout localisée dans l'assise la plus extérieure, qui est l'épiderme. L'oxygène produit par l'assimilation est surtout rejeté vers l'extérieur, dans l'eau ambiante, car vers l'intérieur il ne trouve qu'un ensemble d'espaces clos de toutes parts; c'est l'inverse de ce qui a lieu chez les plantes aériennes, où l'oxygène produit est rejeté à l'intérieur des lacunes et de là à l'extérieur par les stomates.

CHAPITRE V

ÉTUDE DU MILIEU GAZEUX INTERNE DE LA CELLULE

Nous savons quelles sont les pressions propres de chaque gaz existant à l'extérieur de la cellule. Il s'agit maintenant d'étudier comment ces gaz pénètrent à l'intérieur et ce que deviennent leurs pressions propres dans la traversée de la membrane, du protoplasma et même du suc cellulaire. La discussion des résultats obtenus dans tout ce qui précède va nous éclairer à ce sujet.

1° *Pression propre des gaz dissous dans la cellule.*

1. *Discussion des résultats obtenus dans l'étude de la diffusion.*
— L'un des résultats les plus essentiels de nos études précédentes est que la rentrée des gaz d'une eau sursaturée, se produisant à travers la paroi, ne modifie pas beaucoup les pressions propres des gaz qui la subissent. Ceci est surtout manifeste lorsqu'on emploie une eau faiblement sursaturée, et une température moyenne assez basse, comme le prouvent bien les expériences du 21 novembre :

	Bulles libres		Bulles venant de l'intérieur
CO ²	0,64	0,46	0,47
O.....	19,59	19,08	ou 19,45
Az.....	79,77	80,47	80,08

La perte d'oxygène causée par la respiration est réellement insignifiante, de telle sorte que les forces élastiques absolues des gaz libérés dans les lacunes sont à peine différentes de celles des gaz libérés à la surface même de la plante. Or l'équilibre, entre les forces élastiques externes et internes, se produit à travers l'épaisseur de la paroi, puisque celle-ci est continue, et il faut nécessairement que dans l'intérieur même de cette paroi les forces élastiques de chaque gaz aient des

valeurs *intermédiaires* entre celles du point de départ et du point d'arrivée; comme ces forces élastiques externes et internes sont elles-mêmes très semblables, il en résulte que toute l'épaisseur de la paroi, les forces élastiques des gaz sont très voisines de ce qu'elles sont dans l'eau ambiante. Si cette eau est normalement aérée, nous pouvons dire que :

Dans toute l'épaisseur de la paroi limitant l'atmosphère interne d'avec l'eau ambiante, les pressions gazeuses sont les mêmes que dans l'atmosphère extérieure.

Nous pouvons affirmer cela, sans nous occuper de la nature et de la structure de la paroi; c'est une conséquence absolument nécessaire et qui s'impose d'elle-même. C'est d'elle que l'on peut partir ensuite pour connaître la nature de l'atmosphère intime de la cellule, car la paroi est composée

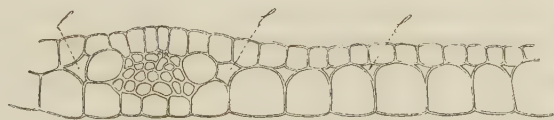


FIG. 8.— Coupe transversale d'une feuille d'*Elodea*, partie médiane. — En dehors du faisceau, le limbe ne comprend que les deux épidermes, entre lesquels sont pourtant des lacunes prismatiques longitudinales, *L*. (La gravure n'a pu rendre la minceur des membranes qui est en réalité plus grande que sur cette figure.)

d'une ou plusieurs assises continues de cellules vivantes, et c'est à *travers ces cellules* que s'est établi l'équilibre : dans toute l'épaisseur non seulement de la membrane, mais encore du protoplasma et du suc cellulaire, les *pressions gazeuses*, telles que nous les avons définies à l'intérieur des liquides, sont *les mêmes que dans l'air libre*. Pour bien saisir ceci, il est nécessaire de s'appuyer sur un exemple.

2. Diffusion à travers l'épiderme de l'*Elodea*. — Une feuille d'*Elodea* a son limbe réduit, comme nous l'avons dit, à ses deux épidermes. La figure 8 représente une coupe transversale d'une portion de ce limbe. On voit que des lacunes *l*, en forme de prismes à quatre pans, courent entre les deux épidermes; chaque face du prisme correspond à une file longitu-

dinale de cellules épidermiques, deux vers le haut, deux autres vers le bas. Les membranes de ces cellules sont extrêmement minces; à l'intérieur un protoplasma assez abondant tapissait d'une couche épaisse les parois internes de chaque cellule; tout à fait en dedans se trouvait le suc cellulaire.

Il résulte de l'inspection de cette figure que l'air qui, dans les expériences citées plus haut, se diffusait jour et nuit indéfiniment, traversait nécessairement la membrane d'abord, ensuite le protoplasma, et enfin le suc cellulaire (du moins pour la région moyenne de la cellule); puis, arrivant à l'autre côté de la cellule, il entraît de nouveau dans le protoplasma, cheminait jusqu'à la membrane interne et, la traversant, allait se jeter dans la lacune correspondante. Il est impossible d'indiquer une autre voie aux gaz rentrés : car le protoplasma restait parfaitement au contact de la membrane dans les conditions très favorables à la vie où se faisaient les expériences; et il serait invraisemblable de supposer que le cheminement a pu se faire exclusivement dans l'épaisseur de la mince membrane séparatrice des cellules. Le chemin réellement suivi est certainement celui que nous indiquons; il comprend dans la partie moyenne deux épaisseurs de membrane, deux épaisseurs de protoplasma, une épaisseur de suc cellulaire; et du moment que, sur tout le trajet, les pressions gazeuses sont voisines de ce qu'elles sont à l'extérieur, nous pouvons dire que :

1° *Il existe normalement de l'air dissous dans toutes les parties constitutives des cellules épidermiques de l'Elodea, membrane, protoplasma, suc cellulaire;*

2° *La pression propre de chaque gaz y est à peu près la même que dans l'air libre.*

3. *Application aux autres plantes.* — Chez le *Ceratophyllum* et chez le *Stratiotes*, la paroi comprenait plusieurs assises de cellules; le résultat ayant pourtant été le même, c'est-à-dire la composition de l'air diffusé étant restée peu différente de celle

de l'air libre, il en résulte que ce que nous avons dit de l'épiderme pour l'*Elodea* s'applique à chaque cellule constituant ces assises.

Mais d'autre part, nous avons vu que dans l'atmosphère externe baignant chaque cellule de la plante les pressions propres sont à peu près les mêmes que dans l'eau ambiante : il est donc excessivement probable que l'air pénètre dans ces cellules comme dans celles de l'épiderme d'*Elodea*, c'est-à-dire en gardant à peu près sa pression propre ; de sorte que, dans une eau normalement aérée :

1° *Il existe toujours de l'air dissous dans toutes les parties constitutives d'une plante aquatique submergée ;*

2° *Dans toutes les cellules chaque gaz possède à peu près une pression uniforme qui est la même que dans l'air libre.*

Ces conséquences sont extrêmement importantes ; on peut les exprimer d'une manière plus frappante et tout aussi exacte, en disant que chez les plantes submergées :

L'atmosphère intime de la particule vivante est de l'air dans lequel chaque gaz possède à peu près la même force élastique que dans l'atmosphère où nous respirons.

Mais il faut bien s'entendre sur les causes de cet équilibre et sur sa rigueur ; en réalité l'équilibre *parfait* des forces élastiques externes et internes n'existe jamais, car la respiration (au moins) subsiste toujours. Mais les dimensions de la cellule et les propriétés de ses parois permettent une diffusion assez rapide, en général, pour que la respiration soit largement satisfaite par une différence très faible des niveaux des forces élastiques externes et internes ; c'est là ce qu'exprime la conclusion précédente. Mais, si la respiration augmente beaucoup, par exemple par une élévation de température, l'équilibre ne se produit que par une différence plus forte des pressions (expériences du 9 novembre, p. 116) ; et de même si des échanges gazeux plus considérables encore deviennent nécessaires (assimilation chlorophyllienne), cette différence peut devenir très grande (p. 125).

Dans ce dernier cas, il est même certain que l'atmosphère

intime de la cellule est beaucoup plus riche en oxygène que le milieu ambiant.

Ce que nous avons dit s'applique donc surtout aux cellules qui n'ont, au moment où on les observe, à peu près que les échanges respiratoires, ce qui n'a lieu pour toutes les cellules de la plante que lorsque celle-ci est à une lumière faible ou à l'obscurité. En tous cas, nous avons le droit de dire que, dans une eau normalement aérée, *la pression propre de l'oxygène dissous dans le protoplasma ne descend jamais beaucoup au-dessous de celle qui existe dans l'air libre.*

Remarque. — Il est très important de considérer que les conséquences précédentes sont absolument indépendantes de la solubilité des gaz dans les éléments constitutifs de la cellule; la pression propre d'un gaz dissous dans un liquide ne dépend pas, en effet, de la solubilité de ce gaz dans ce liquide, mais seulement de la pression qu'il possède à l'extérieur (voy. *Étude physique*, p. 53). Nous pouvons donc affirmer la rigueur de ces conséquences, et, si nous cherchons à connaître dans ce qui suit les coefficients de solubilité dans chaque partie constitutive de la cellule, c'est dans un tout autre but.

2^e Solubilité des gaz dans les éléments de la cellule.

Nous avons établi dans la première partie de notre travail que la paroi tout entière fonctionne dans les échanges gazeux comme une lame d'eau immobilisée, et nous avons fait remarquer que vraisemblablement cet effet était dû, au moins en partie, à la proportion très forte d'eau que contient cette paroi, 80 à 90 pour 100 (voy. p. 77). Il est permis de nous demander maintenant si chaque partie constitutive de la paroi n'a pas son influence propre, et nous devons considérer successivement ces diverses parties, membrane, protoplasma, suc cellulaire.

1. *Solubilité des gaz dans la membrane.* — Je n'ai pas fait d'expériences spéciales au sujet de la membrane, car ces expé-

riences ont été faites assez complètement par M. Böhm (1).

Ce physiologiste a reconnu que l'atmosphère condensée dans divers tissus morts, ayant subi l'action du vide, avait une proportion d'oxygène variant de 25 à 34 pour 100.

Une telle composition semble indiquer un coefficient de solubilité voisin de celui de l'eau, quel que soit du reste l'état du gaz après la diffusion. Or l'auteur a expérimenté sur des membranes sèches aussi bien que sur des membranes humides et a trouvé toujours des proportions d'oxygène analogues. Il en résulterait que les parois cellulaires *sèches* auraient un coefficient de solubilité voisin de celui de l'eau.

Il est vrai que l'auteur a expérimenté sur des tissus dont la nature chimique (liège, ligneux) était en général différente de celle des plantes aquatiques (cellulose); de sorte que ce n'est qu'avec une approximation peu rigoureuse que nous pouvons nous servir de ses résultats pour les plantes aquatiques; nous dirons donc seulement que *la solubilité des gaz dans la membrane paraît être voisine de ce qu'elle est dans l'eau*.

Du reste la membrane est ici tellement mince en général, que les échanges gazeux peuvent difficilement être modifiés par elle seule; ce sont à proprement parler le protoplasma et le suc cellulaire qui constituent la presque totalité de la paroi à travers laquelle s'opère la diffusion.

2. *Solubilité des gaz dans le protoplasma.* — S'il en est ainsi, nous pouvons juger de la solubilité des gaz dans le protoplasma en faisant la différence entre la solubilité totale et la solubilité propre dans le suc cellulaire.

Il est évident, d'après ce que nous savons, que cette différence est nulle, car la paroi tout entière fonctionne comme une lame d'eau (voy. p. 78), et le suc cellulaire est de l'eau presque pure, du moins chez ces plantes. La solubilité dans le protoplasma serait donc aussi voisine de celle dans l'eau.

Du reste, il faut reconnaître qu'il n'y a rien là de surpre-

(1) Böhm, *Bot. Zeitung*, 1883, nos 32, 33 et 34.

nant : le protoplasma chez ces plantes est riche en eau, comme l'indique sa grande fluidité; il est probable que la proportion d'eau s'y élève au-dessus de 70 pour 100, puisque dans l'*Ætaliium septicum*, Myxomycète dont la consistance est déjà assez ferme, c'est cette proportion de 70 pour 100 qui se trouve exister (1). Or il est une substance que sa composition chimique et ses caractères physiques tendent à rapprocher quelque peu du protoplasma, c'est la gélatine; une solution de cette substance contenant 80 pour 100, c'est-à-dire à peu près la même proportion que celle qui existe dans le protoplasma, laissait passer les gaz comme une simple lame d'eau, c'est-à-dire possédait les mêmes coefficients de solubilité que l'eau elle-même. La même chose pouvait donc avoir lieu pour le protoplasma, de sorte que nous pouvons dire que, chez les plantes aquatiques :

Il est probable que la solubilité des gaz dans le protoplasma est très voisine de ce qu'elle est dans l'eau.

Remarque. — On voit combien il était utile de distinguer la pression des gaz dissous dans les éléments de la cellule, de leur solubilité dans ces éléments (p. 166); car la question de la solubilité est bien moins nettement résolue que celle de la pression, et certes il est bien plus utile de connaître cette dernière, car c'est la pression des gaz et non leur quantité absolue qui règle les échanges gazeux du végétal. Toutefois nous allons voir que la solubilité nous permet d'apprécier des conditions intéressantes qui résultent, pour la plante, de sa propre activité physiologique.

3^e Application aux variations de pressions gazeuses déterminées par la cellule elle-même.

Les données précédentes nous renseignent sur la valeur moyenne de la pression absolue de chaque gaz dans la cellule; mais elles permettent d'étudier aussi les écarts que subit cette pression absolue par suite de la vitalité même de la

(1) *Traité de botanique*, par M. Van Tieghem, p. 473.

cellule, c'est-à-dire de déterminer la grandeur relative des variations de la pression, selon la nature du gaz, quand la plante est soumise à des variations de la *respiration* ou de l'*assimilation chlorophyllienne*.

Ces fonctions mettent en jeu des volumes d'oxygène et de gaz carbonique que nous pouvons considérer comme à peu près égaux; la transformation chimique de l'un de ces gaz dans l'autre, se produisant au sein même du protoplasma, n'agit que sur des gaz dissous. Cette transformation produit-elle des variations de pression différentes pour chacun de ces gaz? Pour le savoir, nous allons nous placer d'abord dans un cas simple, supposer que ces volumes égaux apparaissent dans de l'eau.

1. *Cas d'une solution dans l'eau.* — Les pressions nécessaires pour dissoudre des volumes égaux de différents gaz dans un même volume d'eau sont d'autant plus grandes que le gaz est moins soluble dans l'eau; *elles sont exactement en raison inverse de la solubilité du gaz considéré.* Ainsi, pour dissoudre un même volume d'oxygène et de gaz carbonique dans 1 litre d'eau, il faut soumettre le premier à une pression trente fois plus forte environ que le second, parce que le rapport $\frac{\beta_o}{\beta_{co_2}}$ des coefficients de solubilité est à peu près égal à $\frac{1}{30}$. Si p_o et p_{co_2} sont ces pressions, l'on a :

$$\frac{p_o}{p_{co_2}} = \frac{\beta_{co_2}}{\beta_o} \quad (1)$$

Ce qui donne la valeur relative des pressions selon des facteurs fixes et connus.

Si maintenant ces gaz cheminent à travers une lame liquide sous l'influence de ces pressions p_o et p_{co_2} , dans quel rapport seront leurs vitesses relatives?

Nous savons, d'après la loi d'Exner (voy. 77), que ces vitesses sont pour chacun d'eux :

$$v_o = k p_o \frac{\beta_o}{\sqrt{d_o}} \qquad v_{co^2} = k p_{co^2} \frac{\beta_{co^2}}{\sqrt{d_{co^2}}}$$

Le rapport des vitesses et donc :

$$\frac{v_o}{v_{co^2}} = \frac{p_o \beta_o \sqrt{d_{co^2}}}{p_{co^2} \beta_{co^2} \sqrt{d_o}} \quad (2)$$

La comparaison des égalités 1 et 2 nous permet de simplifier, ce qui donne l'expression :

$$\frac{v_o}{v_{co^2}} = \sqrt{\frac{d_{co^2}}{d_o}}$$

Donc :

Lorsque des gaz différents voyagent à travers une lame liquide sous l'action de pressions telles que les volumes dissous soient égaux, les vitesses relatives sont inversement proportionnelles à la racine carrée des densités.

On remarquera sans doute que cette définition pourrait aussi s'appliquer à la diffusion des gaz libres, car on sait que les vitesses de diffusion des gaz sont en raison inverse de la racine carrée des densités ; mais il n'y a là rien d'étonnant, car la condition imposée, d'avoir des volumes dissous égaux, a justement pour effet de supprimer le facteur β , coefficient de solubilité. Il en résulte une autre conséquence intéressante, c'est qu'à la sortie du liquide le rapport des vitesses ne change pas. Si les gaz sortent du liquide et voyagent à l'état libre, leurs vitesses absolues deviennent beaucoup plus grandes, mais ces vitesses sont encore proportionnelles à $\frac{1}{\sqrt{d}}$, comme dans le liquide.

2. *Application au cas d'une cellule.* — a. *Pressions.* — C'est là justement le cas des échanges gazeux naturels qui se produisent au sein même du protoplasma ; et nous pouvons dire que, si la solubilité des gaz dans le protoplasma est à peu près la même que dans l'eau ;

Les variations de pression produites dans la cellule par les

transformations chimiques de O en CO² ou de CO² en O sont toujours environ trente fois plus fortes pour O que pour CO².

Il est bien probable que de si grandes variations doivent retentir sur tout l'organisme végétal (1).

b. *Vitesses.* — En tous cas il est certain que ceci favorise la diffusion de l'oxygène, le moins favorisé des gaz à ce point de vue : il regagne l'égalité de vitesses de diffusion grâce à cette différence de pressions introduites spontanément, et même il devient un peu plus rapide que le gaz carbonique, car tout se passe comme si dans les coefficients de diffusion on avait rayé le facteur β (coefficient de solubilité), pour ne laisser que le facteur $\frac{1}{\sqrt{d}}$ qui est évidemment en faveur de l'oxygène.

Comme au bout d'un certain temps il faut qu'il y ait égalité de vitesses dans une respiration régulière, le gaz carbonique prend une pression un peu plus forte jusqu'à ce que cette égalité de vitesses soit établie. La même chose a lieu pour l'assimilation chlorophyllienne, avec cette différence qu'ici l'excès de tension du gaz carbonique rentrant ne peut augmenter, et qu'alors c'est l'excès de pression de l'oxygène sortant qui diminue pour égaliser les vitesses. On peut donc dire que dans les deux sortes d'échanges, respiration et assimilation, une même quantité d'oxygène voyage un peu plus vite sous forme libre que sous forme de gaz carbonique ; et s'il faut que les volumes échangés soient égaux, la quantité absolue de gaz carbonique en mouvement est toujours un peu plus grande que celle de l'oxygène, afin de regagner la même vitesse apparente.

Il est utile de remarquer encore ici que tout ce que nous venons de dire pour les vitesses est vrai quelle que soit la solubilité des gaz dans le protoplasma ; aussi le degré de certitude touchant le rapport des vitesses est-il par cela même beaucoup

(1) Pour l'importance des pressions gazeuses agissant sur les êtres vivants, voy. Paul Bert, *La pression barométrique* ; E. Godlewski, *Jahrb. f. wiss. Bot. de Pringsheim*, III, 3 (avec bibliographie) ; Johannsen, *Untersuch. aus dem bot. Institut zu Tübingen*, 1885, I ; Stef. Jentys, *ibid.*, t. II (1888).

plus grand. Je tiens aussi à répéter que les variations de pression, dues à la plante elle-même, sont en général très faibles pour la respiration, mais qu'elles peuvent être très fortes au contraire pour l'assimilation chlorophyllienne.

3. *Sortie des gaz.* — La forte différence des excès de pressions de l'oxygène et du gaz carbonique ne se maintient que tant que ces gaz sont dissous; dès qu'ils arrivent à l'état libre, dans les lacunes par exemple, cette différence devient à peu près nulle; car les volumes apparus et disparus sont égaux, et si la pression absolue de l'oxygène dans les lacunes a varié de $\pm p$, celle de l'acide carbonique aura varié aussi de $\mp p$.

Ensuite ces gaz se mettent à se diffuser dans les espaces intercellulaires avec des vitesses qui sont dans le même rapport qu'avant $\frac{v_o}{v_{co^2}} = \sqrt{\frac{d_{co^2}}{d_o}}$, quoique beaucoup plus grandes en valeur absolue.

4. *Rôle des lacunes.* — L'espace libre des lacunes jouerait donc ici un rôle de régulateur des pressions gazeuses, non seulement pour l'eau ambiante comme nous l'avons vu, mais encore pour les cellules elles-mêmes; et ce fait résulte de ce que dans ces espaces il n'y a plus qu'une seule *capacité* pour tous les gaz, quelle que soit leur nature. Cette régularisation empêcherait les éléments vivants du protoplasma de subir des changements trop étendus de la pression propre de l'oxygène, changements qui seraient sans doute très défavorables au bon fonctionnement de ces éléments.

Chez les Algues et autres nombreuses plantes où cette régularisation n'existe pas à l'intérieur, ordinairement du moins, il tend à se produire de grands écarts, surtout pendant l'assimilation; mais alors les atmosphères superficielles, que nous avons signalées comme généralement abondantes chez ces plantes, ramènent à l'état libre l'excès des gaz qui sont venus sursaturer l'eau ambiante. Elles remplissent alors le même rôle de régulateurs que l'atmosphère interne des

lacunes, mais d'une manière plus imparfaite, et seulement pour le cas de la sursaturation. C'est là sans doute une supériorité des plantes à lacunes sur celles qui n'en ont pas.

4° *Résumé.*

Nous sommes ainsi arrivés à la fin de l'étude des échanges gazeux physiques de la cellule avec son milieu, et, si nous récapitulons rapidement cette étude, nous verrons que l'anatomie et l'expérience nous ont démontré que le milieu externe ou interne de la cellule est (à l'obscurité et dans une eau aérée) très analogue à de l'air libre au point de vue des tensions. L'anatomie nous a en effet montré les gaz arrivant presque directement au contact de chaque cellule, soit par l'eau ambiante, soit par l'arbre gazeux interne, extrêmement ramifié jusqu'aux extrêmes pointes de tous les organes; la circulation des gaz y est garantie par la forme régulière et par la grandeur des canaux gazeux; leur pénétration jusqu'aux cellules profondes s'y produit avec une grande facilité, parce qu'il n'existe jamais plus de trois assises entre la cellule considérée et l'eau extérieure ou le gaz intérieur. Après avoir ainsi reconnu que dans l'atmosphère externe de la cellule les pressions gazeuses sont voisines de ce qu'elles sont à l'extérieur, nous avons prouvé, en partant des résultats expérimentaux donnés par la diffusion, qu'à l'intérieur de la cellule ces pressions sont encore à peu près les mêmes, ce qui nous a conduit à affirmer que, le plus souvent, l'atmosphère intime de la molécule vivante d'une plante aquatique est de l'air dissous très peu modifié dans sa composition. A la suite de ce fait important nous avons placé comme considérations finales, la comparaison des écarts de tensions gazeuses de l'oxygène et du gaz carbonique, écarts déterminés par la cellule elle-même; ils sont beaucoup plus forts pour l'oxygène que pour le gaz carbonique et sont tels que le rapport des vitesses des gaz servant aux échanges reste constant dans la cellule ou hors de celle-ci.

5° *Conclusions.*

Les principales conclusions de cette étude sont les suivantes :

I. *Toutes les cellules vivantes des plantes aquatiques submergées reçoivent les gaz à peu près comme si elles étaient plongées dans de l'eau aérée.*

II. *Les gaz chimiquement libres pénètrent dans la cellule, en gardant des pressions propres peu différentes de ce qu'elles sont dans l'air libre, du moins tant que la plante est dans l'eau aérée et à l'obscurité.*

III. *Les variations de pression produites dans la cellule par les transformations chimiques dues à la respiration ou à l'assimilation chlorophyllienne, sont environ trente fois plus fortes pour l'oxygène que pour le gaz carbonique.*

IV. *Les gaz de la respiration ou de l'assimilation cheminent d'abord à l'intérieur de la cellule, puis dans les lacunes, suivant la loi de l'inverse de la racine carrée des densités.*

CHAPITRE VI

EXTENSION DES RÉSULTATS ACQUIS POUR LES PLANTES AQUATIQUES
A L'ENSEMBLE DU RÈGNE VÉGÉTAL

Par leurs cellules les plus extérieures les plantes submergées étudiées sont entièrement aquatiques; par leurs cellules les plus internes au contraire, elles sont absolument aériennes. Est-il permis d'étendre à la fois aux plantes aquatiques sans lacunes internes, et aux plantes franchement aériennes, les résultats acquis pour nos plantes, puisqu'elles tiennent le milieu entre les deux manières de vivre? Une semblable généralisation est très hardie, et pourtant elle m'a semblé permise dans de très larges limites, à cause des considérations suivantes.

Pour les Algues et autres plantes aquatiques submergées

sans lacunes, le milieu externe est le même ; le protoplasma ne diffère très probablement pas d'une manière notable au point de vue de la solubilité des gaz dans sa substance, car les réactions physico-chimiques du protoplasma paraissent être les mêmes pour tous les êtres ; il ne reste plus alors que la membrane, et il est certain que cette membrane est le plus souvent très analogue à celles des plantes que nous avons étudiées, sinon même plus favorable encore aux échanges gazeux. Pour ces diverses raisons il me semble qu'aucune démarcation réelle ne peut être tracée entre les cellules externes des plantes submergées à lacunes et les cellules constituant le corps des plantes submergées sans lacunes.

Pour les plantes aériennes, les parties extérieures seules diffèrent profondément des parties similaires des plantes aquatiques, du moins en nous plaçant au point de vue des échanges gazeux ; dès que nous pénétrons dans l'intérieur, nous trouvons des cellules dont la membrane est généralement de la cellulose pure, quand elles sont vivantes ; cette membrane est mince et renferme un protoplasma qui doit avoir les mêmes propriétés dissolvantes que celui des plantes aquatiques ; des lacunes pleines d'air sont répandues avec une profusion analogue à celle qui existe chez les plantes aquatiques, et donnent à chaque cellule une atmosphère interne saturée de vapeur d'eau comme chez les plantes submergées. Il est vrai que la pression totale de l'air y paraît être plus faible qu'à l'extérieur, mais ceci n'introduit qu'une donnée particulière à ces plantes, et nous pouvons dire qu'ici encore il n'existe aucune démarcation tranchée entre les cellules internes des plantes aquatiques submergées et les cellules internes des plantes aériennes. Il semble même, par les expériences de Boëhm, que la rentrée des gaz par diffusion transversale directe se produise chez ces dernières comme chez les plantes aquatiques, quoique beaucoup moins vite à cause de l'épaisseur et de la nature chimique des tissus.

Le rapprochement actuel est surtout exact pour *une cellule* prise en particulier ; toute cellule végétale vivante semble

être entourée de membranes saturées d'eau (les cellules épidermiques des plantes aériennes sont elles-mêmes dans ce cas par la portion interne de leur surface). Le protoplasma lui-même est pénétré d'une grande quantité d'eau, de sorte que la cellule tout entière, et l'élément protoplasmique, sont imbibés d'eau de toutes parts. La vie a pour théâtre universel, en dernière analyse, cette eau même qui imprègne tout ce qui vit : « tous les êtres vivants sont aquatiques » (Claude Bernard).

Aussi les diverses conclusions que nous avons données successivement pour les plantes aquatiques, s'appliquent-elles à peu près mot pour mot pour les plantes aériennes, et pour les Algues : la diffusion des gaz s'opère à travers la membrane et le protoplasma comme à travers les lames liquides, en suivant la loi d'Exner. La pression absolue des gaz dans l'intérieur de la plupart des cellules est en général peu différente de ce qu'elle est en dehors de la cellule, sauf dans le cas de forte assimilation. La respiration ou l'assimilation produisent des variations de pression trente fois plus fortes pour l'oxygène que pour le gaz carbonique, et ces gaz cheminent alors suivant la loi de la racine carrée des densités, etc.

Quant aux différences notables et nombreuses qui distinguent ces plantes, surtout les plantes aquatiques d'avec les plantes aériennes, elles portent bien plus sur l'aération générale de la plante et sur l'apport et la distribution de l'eau dans toutes ses parties, que sur les cellules elles-mêmes qui changent assez peu leurs propriétés diffusantes, tant du moins qu'elles sont vivantes.

Remarque. — On a dit quelquefois que l'atmosphère intime des éléments vivants est riche en gaz carbonique et pauvre en oxygène ; nous pouvons affirmer d'après nos études que la *pression* du gaz carbonique est toujours très faible à l'intérieur de la cellule même (au moins chez les plantes que nous avons étudiées) ; elle ne se chiffre probablement que par dix-millièmes d'atmosphère, comme dans l'air libre. Ce qui a induit en erreur, c'est que l'on a considéré le plus souvent la *proportion*

de ce gaz dans la totalité des gaz extraits de la plante, et non pas sa *pression propre* (voy. 53); cette proportion est en effet normalement assez considérable, mais elle est rendue bien plus grande encore par la condensation très fréquente d'une certaine quantité de gaz carbonique à l'intérieur de la plante, d'une manière analogue à ce qui se produit avec les bicarbonates; dans ce cas la *proportion* de gaz carbonique doit paraître plus grande encore, tandis que la *pression* réellement libre est toujours très faible.

Enfin il arrive souvent que l'eau baignant les plantes aquatiques contient une proportion de gaz carbonique assez considérable, pour que la pression propre de ce gaz y soit jusqu'à dix et quinze fois ce qu'elle est dans l'atmosphère.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Dans les recherches entreprises sur le mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques, j'ai respecté autant qu'il est possible les conditions physiologiques naturelles, tout en faisant varier, dans des limites déterminées, les conditions physiques du phénomène. Les expériences ont toujours été entreprises sur des végétaux vivants et, dans tous les cas, les gaz ont parcouru le trajet même qu'ils suivent dans la plante.

J'ai ainsi étudié successivement :

- 1° Le milieu externe et le milieu interne de la plante;
- 2° Le milieu externe et le milieu interne de chacune de ses cellules.

1° *Milieu externe de la plante.* — Les plantes aquatiques submergées étant plongées dans de l'eau aérée, j'ai fait voir, par une étude de ce milieu, que :

L'air dissous dans les eaux naturelles possède sensiblement la même pression que dans l'atmosphère, c'est-à-dire que 1 litre d'eau pris à une profondeur quelconque et transporté à

la surface, se trouverait immédiatement en équilibre avec l'air extérieur, au point de vue des gaz dissous.

On comprend quelle est l'importance de ce fait pour les conditions de la vie des êtres qui respirent uniquement les gaz dissous dans l'eau.

Toutefois, il faut remarquer que la lenteur avec laquelle se meuvent les gaz dans leurs solutions détermine sans cesse des excès ou des défauts de saturation qui créent des conditions spéciales pour les êtres qui y sont plongés. De sorte que, s'il est vrai de dire qu'en moyenne la pression des gaz dissous est la même que dans l'air libre, les variations de la pression propre à chaque gaz sont plus grands que dans l'atmosphère.

2° *Milieu interne de la plante.* — Une méthode spéciale, celle du vide interne, nous a permis de reconnaître que les gaz traversent les parois des plantes submergées comme une simple lame d'eau, et que cette diffusion reste absolument la même, que la plante soit plongée dans l'air ou dans l'eau aérée; nous avons montré ainsi que l'oxygène se diffuse à travers les parois des plantes environ deux fois plus vite que l'azote, et le gaz carbonique cinquante-cinq fois plus vite.

Dans une autre série d'expériences, nous avons reconnu que les variations de pression mises naturellement en jeu par la plante sont en général extrêmement faibles quand il s'agit de la respiration seule; de sorte que :

Si l'eau est normalement aérée, le gaz des lacunes est de l'air à peu près pur.

Pour l'assimilation au contraire, il se produit d'assez fortes différences de pression, et il en résulte très souvent le dégagement spontané de bulles par des déchirures accidentelles; le même phénomène se produit fréquemment lorsque l'eau est sursaturée, et c'est par ce moyen que nous avons étudié l'atmosphère interne dans des conditions souvent réalisées dans la nature.

Une étude purement descriptive d'un certain nombre de faits naturels nous a permis de montrer l'extension des résul-

tats précédents aux circonstances ordinaires de la vie des plantes submergées.

3° *Milieu externe de la cellule.* — En analysant ensuite la manière dont l'air, libre ou dissous, est réparti dans tous les sens à l'intérieur et à l'extérieur de la plante, nous avons fait voir que :

L'air arrive à chaque cellule à peu près avec la même pression que celle qu'il possède dans l'eau ambiante et dans les lacunes.

4° *Milieu interne de la cellule.* — En examinant le chemin que suivent les gaz pour pénétrer à l'intérieur de la plante, nous avons pu reconnaître que *chaque cellule* a été traversée directement; d'où il résulte que :

Il existe de l'air simplement dissous dans la substance même de la cellule.

La comparaison des pressions au point de départ et au point d'arrivée nous a indiqué que :

Ces gaz dissous dans la cellule y possèdent la même pression qu'à l'extérieur, c'est-à-dire que l'atmosphère intime de chaque particule vivante est de l'air dissous où les pressions sont voisines de ce qu'elles sont dans l'atmosphère libre.

Ce travail a été commencé en 1886 au laboratoire de la Faculté mixte de médecine et de pharmacie de Bordeaux, sur le conseil de M. Merget.

Ces recherches ont été continuées en 1887, 1888 et 1889 au laboratoire de botanique de la Sorbonne, sous la direction de M. Gaston Bonnier.

INDEX

	Pages.
Introduction.....	35
I. HISTORIQUE.....	36
II. APPAREILS EMPLOYÉS.....	42
1° Appareil à extraction des gaz.....	42
2° Appareil à analyse des gaz.....	43
3° Éprouvette graduée à piston.....	45
III. CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.....	48
1° Simplicité de structure des plantes aquatiques.....	48
2° Atmosphère interne des plantes aquatiques.....	48

PREMIÈRE PARTIE

Échanges gazeux entre l'air des lacunes et le milieu ambiant...	50
CHAPITRE I. — DU MILIEU EXTERNE AU POINT DE VUE DES GAZ QU'IL	
CONTIENT.....	50
1° <i>Solubilité</i>	51
2° <i>Pression propre</i>	53
1. Hypothèse sur la constitution des solutions gazeuses.....	53
2. Déplacement des gaz dissous.....	55
3. Sursaturation.....	55
4. Échanges gazeux avec une surface libre..	56
5. Atmosphères superficielles.....	56
3° <i>Bulle sous l'eau</i>	57
1. Influence de la pression.....	58
2. Influence de la profondeur.....	58
3. Influence de la température.....	60
4. Composition de l'air libéré d'une eau par une diminution de pression.....	60
5. Cas de l'eau sursaturée.....	61
CHAPITRE II. — ÉTUDE DE LA DIFFUSION A TRAVERS LES PAROIS DES	
PLANTES AQUATIQUES.....	63
1° <i>Préliminaires</i>	63
1. Coup d'œil sur les méthodes employées.....	64
2. Méthode employée.....	66
3. Expérimentation.....	68

4. Premiers essais. — Diffusion de l'air libre dans le vide à travers la paroi.....	68
5. Diffusion de l'air dissous.....	70
2° <i>Influence perturbatrice de la respiration</i>	72
1. Recherches sur la proportion d'azote dans le gaz diffusé.....	73
2. L'azote est constant dans le mélange diffusé.....	75
3° <i>Nature de la diffusion</i>	76
1. Comparaison avec d'autres dialyses de l'air.....	76
2. Considérations sur la nature de la paroi.....	76
3. Diffusion à travers une lame d'eau.....	77
4. Analogie réelle des deux modes de diffusion.....	78
4° <i>Appareil physique représentant une plante au point de vue de la diffusion</i>	79
1. Construction de l'appareil à gélatine.....	79
2. Emploi de l'appareil.....	80
3. Expériences.....	81
4. Respiration spontanée dans l'appareil à gélatine.....	82
5. Vritable effet de la respiration dans la diffusion.....	84
5° <i>Pression déterminée dans les espaces capillaires</i>	85
6° <i>Contrôle de la méthode du vide</i>	94
1. Contrôle de la méthode du vide par la dialyse de l'air à travers le caoutchouc.....	94
2. Contrôle de la méthode du vide par la détermination du coefficient de diffusion de l'hydrogène à travers les parois d'une plante vivante.....	95
7° <i>Résultats généraux</i>	96
1. Nature de la diffusion.....	96
2. Indifférence au milieu.....	96
8° <i>Résumé et conclusions</i>	97
CHAPITRE III. — ÉTUDE DE L'ATMOSPHÈRE INTERNE DES PLANTES AQUATIQUES.....	98
I. EXPÉRIENCES SUR LE MILIEU GAZEUX INTERNE.....	99
1° <i>Analogies et différences avec une bulle</i>	100
1. Pression des gaz libres dans la plante.....	100
2. Injection des lacunes.....	102
3. Dégagement des bulles.....	104
4. Action de la congélation.....	105
2° <i>Du dégagement naturel des bulles par les plantes aquatiques</i> ...	107
1. Lieu de sortie.....	107
2. Résistance à la sortie des gaz sous forme de bulles.....	109
3. Autre sorte de bulles.....	110
3° <i>Emploi du dégagement des deux sortes de bulles pour l'étude expérimentale de l'atmosphère interne</i>	112

	Pages.
A. <i>Plante à l'obscurité</i>	113
1. Composition de l'atmosphère interne quand la plante est dans une eau sursaturée par élévation de température.....	113
2. Sursaturation naturelle.....	117
B. <i>Plante à la lumière</i>	122
1. De l'atmosphère interne quand la plante est exposée à la lumière dans une eau sursaturée par élévation de température.....	122
2. Influence de l'éclairement sur la composition des gaz dégagés.....	125
3. Calcul des forces élastiques absolues : 1° dans l'eau ; — 2° dans la plante.....	126
4. Variations absolues de la pression gazeuse à la lumière et à l'obscurité.....	131
4° <i>Extraction directe et totale des atmosphères internes par le vide</i>	131
5° <i>Résumé. — Conclusions</i>	134
II. OBSERVATIONS SUR LE MILIEU GAZEUX.....	135
1° <i>Quantité et pression des gaz dissous dans les eaux naturelles</i>	135
1. Saturation normale des eaux naturelles.....	136
2. Régulateurs de la saturation.....	136
2° <i>Cas des plantes à lacunes</i>	137
1. Variations journalières.....	137
2. Variations avec les saisons.....	140
3° <i>Cas des Algues</i>	143
4° <i>Résumé</i>	147
5° <i>Conclusions</i>	148

DEUXIÈME PARTIE

Échanges gazeux entre la cellule et le milieu qui l'entoure	150
CHAPITRE IV. — ÉTUDE DU MILIEU GAZEUX EXTERNE DE LA CELLULE..	151
1° <i>Développement des surfaces de la plante</i>	151
2° <i>Répartition des gaz libres dans toute la plante</i>	152
1. Aération de la plante.....	152
2. Aération du point végétatif.....	153
3. Méthode employée pour l'observation.....	155
4. Racines aquatiques.....	156
3° <i>Circulation des gaz internes</i>	158
4° <i>Pénétration des gaz dans l'épaisseur des tissus</i> ...	160
5° <i>Pressions des gaz arrivant aux cellules</i>	160
CHAPITRE V. — ÉTUDE DU MILIEU GAZEUX INTERNE DE LA CELLULE.	162
1° <i>Pression propre des gaz dissous dans la cellule</i>	162
1. Discussion des résultats obtenus dans l'étude de la diffusion. .	162

	Pages.
2. Diffusion à travers l'épiderme de l' <i>Elodea</i>	163
3. Application aux autres plantes.....	164
2° Solubilité des gaz dans les éléments de la cellule.....	166
1. Solubilité des gaz dans la membrane.....	166
2. Solubilité des gaz dans le protoplasma.....	167
3° Application aux variations de pressions gazeuses déterminées par la cellule elle-même.....	168
1. Cas d'une solution dans l'eau.....	169
2. Application au cas d'une cellule : — <i>a.</i> Pressions; — <i>b.</i> Vitesses.	170
3. Sortie des gaz.....	172
4° Résumé.....	173
5° Conclusions.....	174
CHAPITRE VI. — EXTENSION DES RÉSULTATS ACQUIS POUR LES PLANTES AQUATIQUES A L'ENSEMBLE DU RÈGNE VÉGÉTAL.....	174
RÉSUMÉ GÉNÉRAL.....	177

Vu et approuvé, Paris, le 20 février 1889.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 20 février 1889.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

ZOOLOGIE. — Du développement et de l'innervation du système circulatoire chez les Vertébrés.

GÉOLOGIE. — Terrain tertiaire du bassin de l'Aquitaine.

Vu et approuvé, Paris, le 20 février 1889.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 20 février 1889.

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

GRÉARD.

48807 — Imprimeries réunies, A, rue Mignon, 2, Paris.
